

高緯度北極ツンドラにおける優占種 3 種の光合成特性 ——改良型チャンバーを用いた測定試験——

関川清広¹⁾, 村岡裕由²⁾

Photosynthetic Responses of Three Dominant Plants in a High Arctic Tundra Ecosystem: A Measurement Test Using a Portable Photosynthesis System and an Improved Chamber

Seikoh Sekikawa¹⁾ and Yoshiyuki Muraoka²⁾

¹⁾ Department of Agriculture, Tamagawa University, ²⁾ River Basin Research Center, Gifu University
Tamagawa University Research Institute, Machida-shi, Tokyo, 194-8610 Japan.
Tamagawa University Research Review, 22, 13-20 (2016)

Abstract

The atmospheric concentration of CO₂ is exceeding 400 ppm (V/V) in recent years. The global warming by increasing CO₂ concentration affects on ecosystems negatively. Our objective in this study is to clarify characteristics of leaves and their photosynthetic responses to increasing CO₂ concentration of vascular plant species in a high Arctic tundra ecosystem. In summer of 2014, we measured the photosynthetic responses to ambient CO₂ of three dominant species, *Saxifraga oppositifolia*, *Salix polaris*, and *Dryas octopetala* in the high Arctic tundra, near Ny-Ålesund, in the northwestern area of Spitsbergen, Svalbard, Norway. We obtained similar results to Muraoka *et al.* (2008) for photosynthetic light response curves and leaf nitrogen contents (leaf N, %), based on leaf dry mass. The maximum photosynthetic rate of *S. polaris* was the highest and one of *S. oppositifolia* was the lowest. The photosynthetic CO₂ response curve for *S. polaris* was the highest and they for *S. oppositifolia* and *D. octopetala* were similar. The leaf N for *S. polaris* was the highest and for *S. oppositifolia* was the lowest. As results, photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) for *D. octopetala* was the highest and for *S. oppositifolia* was the lowest. The ratio of photosynthetic rates at 800 ppm of ambient CO₂ concentration (Ca800) to those at Ca400 was the highest for *S. oppositifolia*, and the lowest for *S. polaris*. It is suggested that herbaceous plant species more respond to increasing ambient CO₂ concentration than woody species.

キーワード：高緯度北極ツンドラ，維管束植物優占種，光合成のCO₂濃度応答特性

Keywords：high arctic tundra, dominant vascular plants, photosynthesis, ambient CO₂

緒言

大気中のCO₂濃度は年々増加し続けており、2014年4月に月平均値で、2015年には年平均で、それぞれ400 ppm (V/V)以上に達した (NOAA 2016)。この大気

CO₂濃度の増加は地球温暖化の最大の原因とされ、深刻な気候変動を招いている (IPCC 2013)。高緯度北極など寒冷地の陸上生態系は、気候変動に対しより敏感であると考えられ (IPCC 2014, Robinsonら 1998, Rumbfら 2014, Walkerら 2006)、同生態系と構成生物に対す

1) 玉川大学農学部生物環境システム学科

2) 岐阜大学流域圏科学研究センター

る大気 CO₂ 濃度の増加とそれに伴う気候変動の影響を明らかにすることは、喫緊の研究課題である。

Muraoka ら (2002, 2008) は、ノルウェー・スバル諸島・スピッツベルゲン島北西部に位置するニーオールスンの高緯度北極陸上生態系における優占的維管束植物を用い、光合成の CO₂ 濃度応答 (対象植物: キョクチャナギ, *Salix polaris*), 同じく光強度応答に基づく生産力と分布予想 (対象植物: ムラサキユキノシタ, *Saxifraga oppositifolia*; キョクチャナギ; チョウノスケソウ, *Dryas octopetala* の3種) を調査, 報告した。しかしこれらの成果では、キョクチャナギを除く2種の CO₂ 濃度に対する応答特性は未評価である。そこで本研究は、これら3種の維管束植物を対象に、CO₂ 濃度に対する光合成応答特性を明らかにすることを目的とした。

これらの植物は非常に小型であり、一般的な葉を挟むタイプのリーフクリップチャンバーによる光合成測定は困難である。Muraoka ら (2008) は植物体 (シュート) を特殊なチャンバーに封じ、携帯式光合成測定システムを用いて、光合成特性を評価した。彼らが用いたチャンバーは、上記植物を扱うためには容積が大きく、携帯式光合成測定システムとの間にチューブ配管を伴うため、測定値の安定に時間がかかること、乾燥を防ぐため植物体を湿らせた状態で封じるためにチャンバー内や配管内が結露しやすいこと、使用機器の配管接続が煩雑であるなど多数の問題があった。本研究ではこれらの問題を解決するために、改良型のチャンバーを用いて測定を行った。

材料および方法

(1) 材料

調査対象は、北極海のスバル諸島・スピッツベルゲン島北西部に位置する、ニーオールスン (Ny-Ålesund, 78°56' N, 11°56' E) の日本隊観測基地 (ラベン) 近傍にある陸上生態系 (図 1a) の優占的維管束植物3種 (ムラサキユキノシタ, キョクチャナギ, チョウノスケソウ) である。これら3種はスバル諸島の乾生地や中生地に見られる植生の優占種であり (Nakatsubo ら 2005, Van der Wal ら 2007, Speed ら 2010, Cooper ら 2011, Semenchuk ら 2013), 植生高は5~10cm程度である。ニーオールスンでは、7月の平均気温は5℃と低く、夏期の降水量は100 mm以下であるが、6月上旬から9月にかけての積算日射量は白夜のた

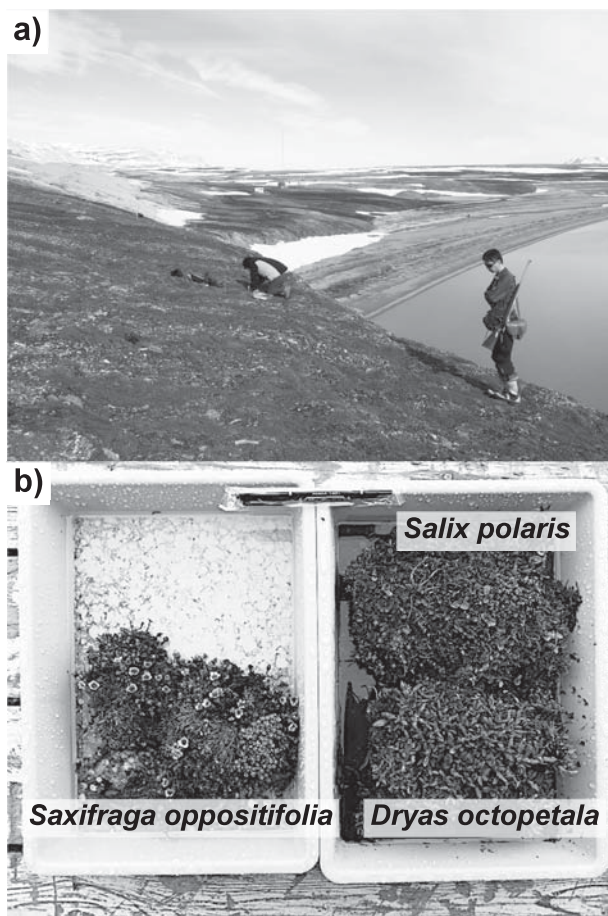


図1 調査地および供試植物サンプル。a) 調査地 (写真左側上方に日本隊観測基地がある), b) 植物サンプル (*Saxifraga oppositifolia*, ムラサキユキノシタ; *Salix polaris*, キョクチャナギ; *Dryas octopetala*, チョウノスケソウ。サンプルは水を入れたプラスチックトレイに入れ、観測基地外の野外環境下で保存された)。

め、約 1300 MJ m⁻² と中緯度高山と大差ない (和田 2008)。

2014年7月に、上記の生態系からこれらの植物を土壌とともにブロック状に採取し、光合成測定まで観測基地の戸外環境下で水を十分に与えて保存した (図 1b)。

(2) 方法

各ブロックから、できる限り根を伴う植物体、またはシュートを複数取り出し、光合成および暗呼吸の測定に供試した。測定には、通気式の携帯式光合成測定システム (LI-6400, LI-COR), 本研究のために改良されたアクリル製のシリンダー状チャンバー (内径 8 cm; 内高 5 cm, メイワフォーシス), 光量子センサー (LI-190SA, LI-COR), およびメタルハライド光源 (LA-

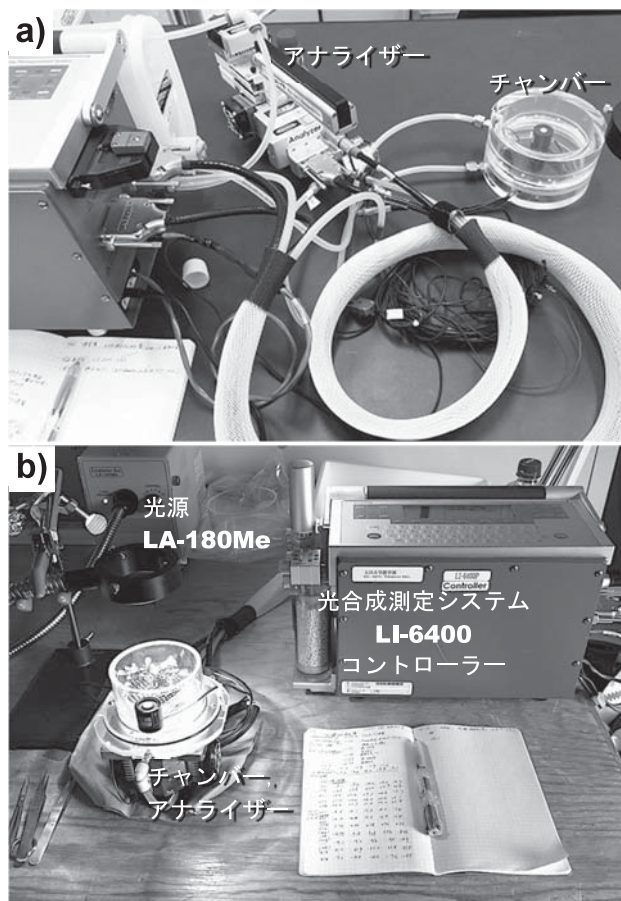


図2 光合成測定用機器。a) 改良前のチャンバーと光合成測定システムとの配管の様子（チャンバーとアナライザーやコントローラーとはチューブで接続された）、b) 改良チャンバーを用いた本研究の測定の様子（チャンバーはLI-6400のアナライザー部分に直接取り付けられた）。

180Me；林時計工業）を用いた（図2b、図3b-2）。上記の植物体またはシュートを種ごとに、湿らせた状態でチャンバー内のできる限り高い位置に配置し、測定を行った。まず初めに、3種それぞれの光強度（PPFD）とCO₂交換速度の関係（光-光合成曲線）を求めた。本測定はCO₂濃度とCO₂交換速度の関係（CO₂-光合成曲線）を求めるために必要となる光飽和点を明らかにすることを目的として行われた。これらの測定に際し、最初に全体（植物体またはシュート）のCO₂交換速度PHOTOshootを測定し、次いで葉を除いた状態で非光合成器官のCO₂交換速度PHOTOstem & rootを測定した。測定時の機器の設定条件および測定環境条件を、表1と表2に示す。

測定後に、葉を方眼紙上に置いてデジタルカメラで画像を記録し、画像処理ソフトImageJ 1.48 (NIH) を用

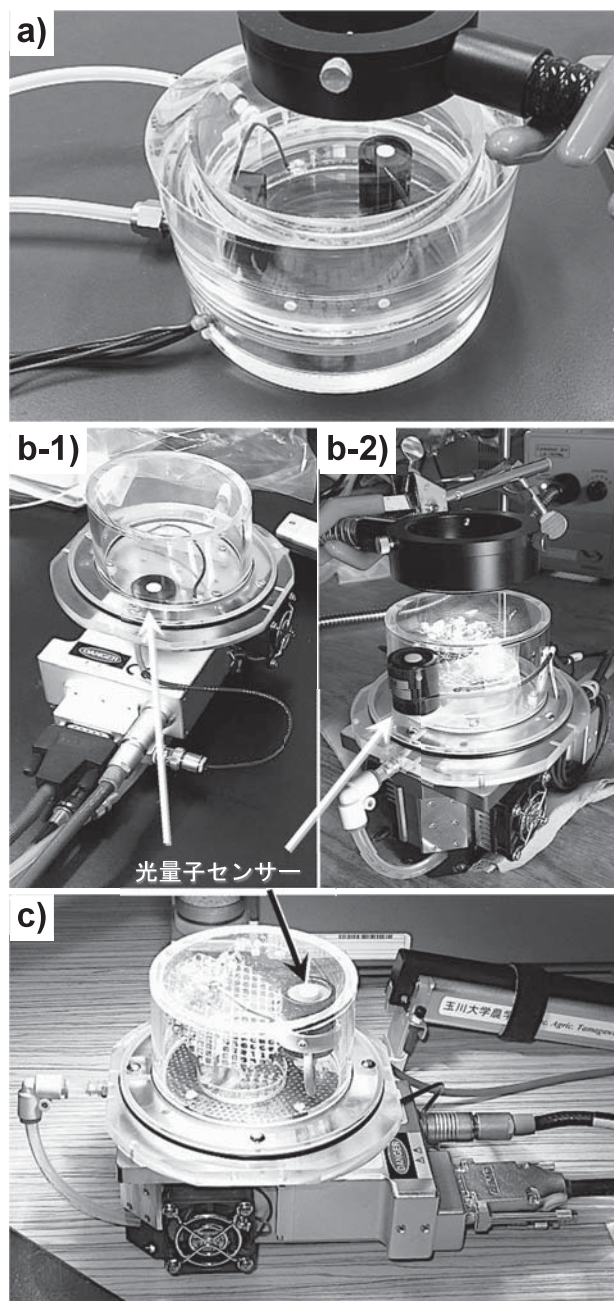


図3 新旧3タイプのチャンバー。a) 旧タイプ、b) 本研究で使用したタイプ（b-1、量子センサーを底面に取り付けた場合；b-2、量子センサーをチャンバー外に取り付けた場合で、本研究ではこの方法で測定を行った）、c) 本研究後に再改良したチャンバー（量子センサーを内蔵させ、チャンバー内で上下動できるようにした）。

いて葉面積（LA）を求めた。その後葉および非光合成器官を凍結乾燥し、それぞれの乾重（DWleaf, DWstem & root）を求めた。これらの結果を用いて、LMA（Leaf Mass per Area）を求め、また光合成速度および暗呼吸

表1 光合成測定時の機器設定, 植物サンプル処理とチャンバー制御, および結果の換算.

(1) LI-6400の設定		
1)	システムバージョン	: 6.1.3
2)	チャンバー情報の登録: 名称, 光量子センサー, Matching mode (method) → 5)	を参照
3)	通気速度 (Flow)	: $500 \mu\text{mol s}^{-1}$
4)	葉面積 (Area)	: 1 cm^2
5)	マッチモード (Match)	: Fun based for large moist samples *
6)	チャンバー内気温: LI-6400アナライザーのBlock Temperatureを8℃に設定し, さらに実験室に野外空気を取り入れて気温を10℃以下とすることで, 葉温を約10℃に制御.	
(2) 植物サンプル処理, チャンバー内相対湿度 (RH) 制御		
1)	測定前処理: 十分に水を与えておく→チャンバーからアナライザーにかけて過湿状態となり, 「High Humidityアラーム」が出やすくなるので, 上記の (1) 5) を設定した. チャンバー内相対湿度 (RH) は, 測定中に除湿剤 (ドライアライト) ボトルのバルブを適宜調節し制御.	
2)	測定後処理: 葉面積 (LA, m^2), 葉乾重 (DWleaf, g), 非光合成器官 (茎枝根) 乾重 (DWstem&root, g) を測定. LMA (= DWleaf/LA, g m^{-2}) 算出. 乾燥試料を用い窒素分析.	
(3) 試料乾重当たりの光合成速度 (A), 暗呼吸速度 (R) の換算 (単位は $\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ d.w. s}^{-1}$)		
1)	Aleaf = (PHOTO * shoot + PHOTOstem&root) / LMA $\times 10^3$	
2)	Rleaf = (PHOTOshoot - PHOTOstem&root) / LMA $\times 10^3$	
3)	Rstem&root = PHOTOstem&root / DWstem&root $\times 10^3$	
4)	Ashoot = Aleaf - Rstem&root	
5)	Rshoot = Rleaf + Rstem&root	
**PHOTO: LI-6400記録値 (単位は $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		

* Li-Cor Environmental Newline (2012)

表2 光合成および暗呼吸の測定条件.

測定条件	光合成 (A)	暗呼吸 (R)
1) 光強度, PPFd ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	光応答測定時: 100-1200 CO ₂ 応答測定時 \approx 1200	0 0
2) CO ₂ 濃度, Ca ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ air}$)	光応答測定時 \approx 400 CO ₂ 応答測定時: 100-1000	400 400
3) チャンバー内気温 \approx 10℃ (制御は表1参照)		
4) 相対湿度 (RH) \approx 60-70% (制御は表1参照)		
5) 気圧 \approx 101 kPa (無制御)		

速度を各器官の乾重ベースに換算した。また, 乾燥試料の窒素 (N) 含有率を, 全自動炭素窒素分析計 SUMIGRAPH (NC220F, 住化分析センター) を用いて測定した。

表1 (3) に従い, 上記の測定値に基づいて, 各器官の乾重あたりの光合成速度と暗呼吸速度, ならびに葉乾重ベースの光合成窒素利用効率 PNUE ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$) を求めた。

結果および考察

(1) 測定日と最大光合成速度

測定日と最大光合成速度 A_{max} の関係を図4に示す。

A_{max} の測定条件は, 光強度 (PPFD) が $1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, チャンバーへの供給空気 (リファレンスガス) の CO₂ 濃度 (Ca) が $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ air}$ である。3種とも, 測定期間を通じての変化傾向は認められなかった (ANOVA, $P > 0.05$)。Muraoka ら (2002) は, キョクチャナギの葉光合成を測定し, 光合成と葉齢 (展葉後の日齢) の関係の評価し, 5日齢から12日齢の葉で, 葉の最大光合成速度 A_{max} が高い傾向を報告した。本研究では日齢を評価したわけではないこと, シュート単位で光合成測定を行ったことから, 直接比較することはできないが, 上記の結果から, 本研究の結果は葉特性の不均一性の範囲であると判断した。

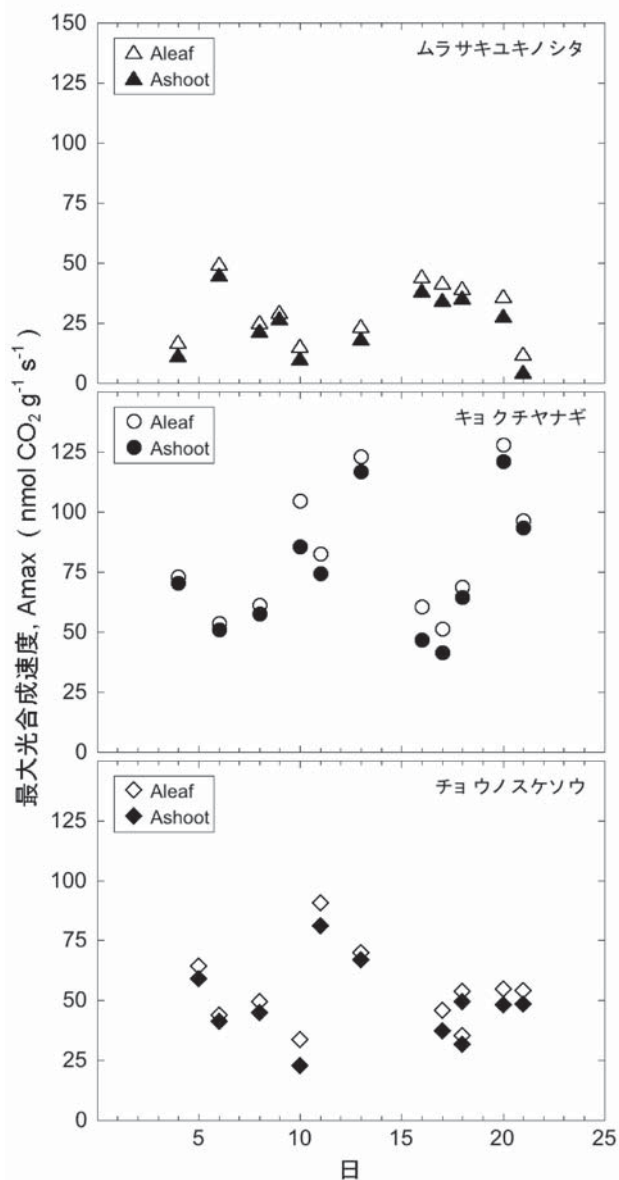


図4 測定日(2014年7月)と最大光合成速度 A_{max} の関係。 A_{max} 測定時の光強度(PPFD)は $1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$,チャンバーへの供給空気(リファレンスガス)の CO_2 濃度(C_a)は約 $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{air}$.

(2) 光強度と CO_2 交換速度

光強度(PPFD)と CO_2 交換速度の関係(光-光合成曲線)を図5に示す。測定時の CO_2 濃度(C_a)は約 $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{air}$ である(表2)。同じ3種に対して、Muraokaら(2008)は同様の測定を行った。葉レベルの最大光合成速度($\text{nmol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{d.w. s}^{-1}$)は、Muraokaら(2008)と本研究とでは、ムラサキユキノシタとチョウノスケソウはそれぞれ24と30、58と53と同程度であったが、キョクチャナギは約124と60と

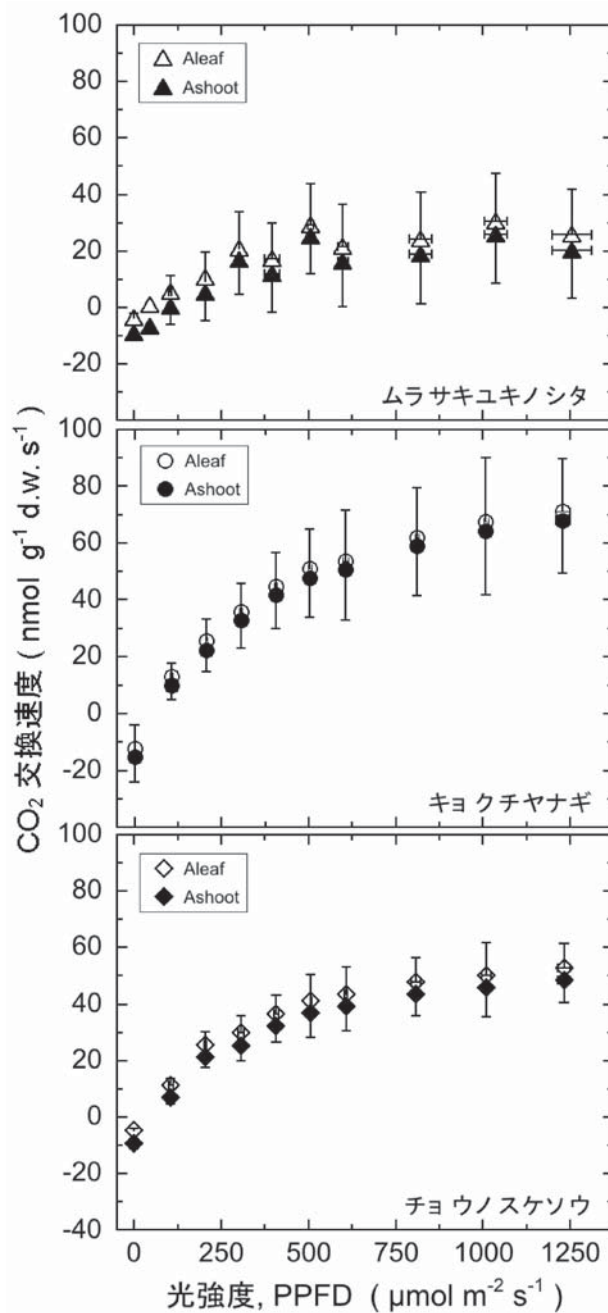


図5 光強度(PPFD)とAshootおよびAleafの関係。測定時の CO_2 濃度(C_a)は約 $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{air}$.

およそ2倍異なっていた。本研究とMuraokaら(2008)の採取地はやや異なるため個体群には差異があり、また本研究を行った2014年には、ニーオールスンの雪融けが著しく遅かったことで展葉が遅れ、葉群の発達期間が短く、測定値に影響を与えた可能性が考えられる。なお、葉窒素(葉のN含有率,%)は、Muraokaら(2008)と本研究(表4)とでは同程度であった(それぞれ、ムラサキユキノシタ:1.8%と2.1%,キョクチャナギ:3.1%

と3.4%, チョウノスケソウ:2.2%と2.1%)。

(3) CO₂ 濃度と CO₂ 交換速度

CO₂ 濃度 (Ca) と CO₂ 交換速度の関係 (CO₂ - 光合成曲線) を図6と表3に示す。測定時の光強度 (PPFD) は、暗呼吸測定を除き、約 1200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ である (表2)。以下、測定時の CO₂ 濃度を Ca に濃度数値を添えて示す (Ca=400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{air}$ は Ca400 とする)。いずれの種もおよそ Ca600 以上で、光合成速度が飽和した。

大気 CO₂ 濃度が 400 ppm (= $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{air}$) 未満であった近年の研究では、光合成測定基準となる CO₂ 濃度は Ca370 である。しかし前述のように、大気 CO₂ 濃度は年平均で 400 ppm を越えており (NOAA 2016)、今後は基準値として Ca400 が採用されることが予想される。本研究ではこれを前提として、Ca370, Ca400, および Ca400 の2倍である Ca800 について3種の応答特性をまとめる (表3)。

葉およびシュートの光合成速度 (A) は、Ca370 に対し Ca400 ではそれぞれ、ムラサキユキノシタでは約 1.1 倍、キョクチャナギではほぼ等倍、チョウノスケソウでは約 1.1 倍であった。同様に、Ca400 条件下に対し Ca800 条件下では、ムラサキユキノシタでは 1.5~1.6 倍、キョクチャナギでは約 1.2 倍、チョウノスケソウでは 1.3~1.4 倍であった (表4)。CO₂ 濃度の増加に対する光合成速度の増加応答は、本研究の3種に関しては、ムラサキユキノシタが最も敏感で、キョクチャナギが最も鈍感であった。

ムラサキユキノシタは多年生草本植物、キョクチャナギは落葉性の矮性低木である (Rønning 1996)。チョウノスケソウの葉形質には緯度的に変異があるとされ、日本では落葉性、亜寒帯では半常緑性、寒帯では常緑性と考えられている (和田 2008)。これらのことから高緯度北極陸上生態系において、大気 CO₂ 濃度の増加に対する光合成の応答は、短期的には、木本植物 (本研究では矮性低木) より草本植物の方が敏感であることが示唆された。

世界的には種や生態系を問わず、葉重ベースの葉の N 含有率と光合成速度は直線関係にあり、強い正の相関をもつ (Write ら 2004)。また、葉の N 含有率と光合成速度が低い植物では、LMA が高く、葉寿命が短いこと、葉の N 含有率と光合成速度が低い植物ではその反対の傾向をもつことも指摘されている (Reich ら 1991)。し

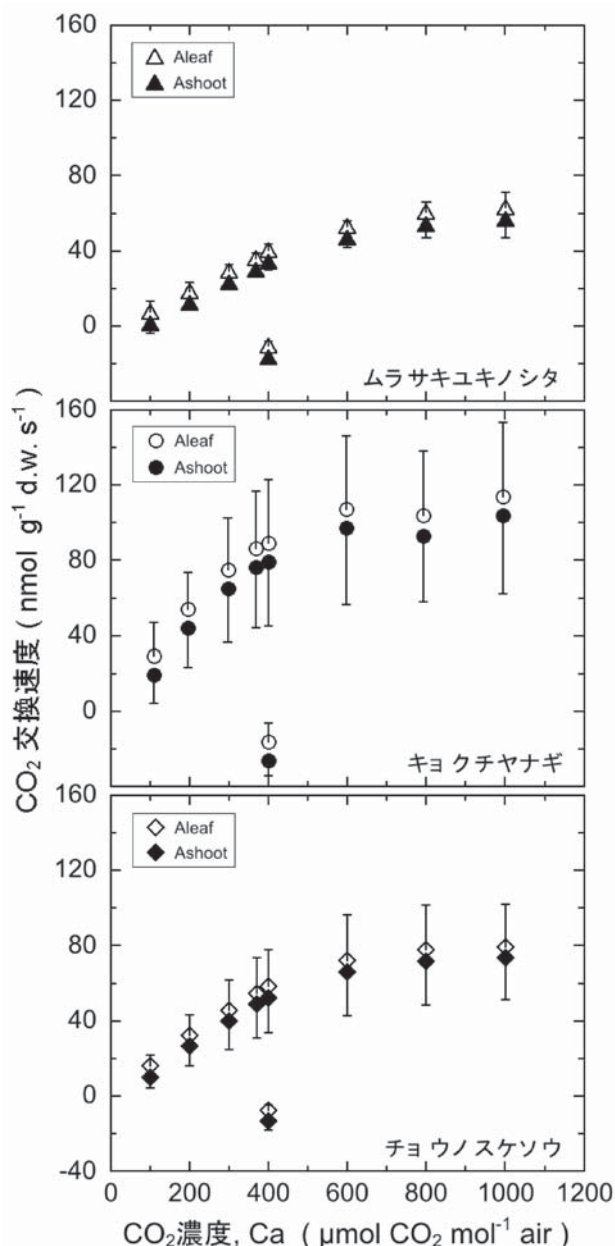


図6 CO₂ 濃度 (Ca) と Ashoot および Aleaf の関係。測定時の光強度 (PPFD) は、暗呼吸測定を除き、約 1200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

かし、これらの関係を詳細に見ると、両者の関係を表す PNUE には種間差が認められた (表4)。葉が保有する N は、光合成系以外の形質 (葉肉以外の細胞構造、外的な阻害要因に対する保護的または忌避的の化学物質) にも分配 (投資) されるので (Onoda ら 2004)、チョウノスケソウのように長寿命の葉では、これが相補的に PNUE を高めていると考えられる。

高緯度北極域において、葉機能の種間差を評価し、その意義を解明することは、気候変動下で同地域の植生が

表3 CO₂濃度 (Ca, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ air}$) に対する光合成 (A) および暗呼吸 (R) の応答.

器官	種	n	A ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ d.w. s}^{-1}$)*									R ($\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ d.w. s}^{-1}$)		
			Ca: 370			Ca: 400			Ca: 800			Ca: 400		
			(平均)	±	SD)	(平均)	±	SD)	(平均)	±	SD)	(平均)	±	SD)
葉	ムラサキユキノシタ	4	36.0	±	2.8	40.4	±	3.4	60.7	±	5.6	10.4	±	2.3
	キョクチャナギ	6	74.1	±	29.8	76.8	±	31.8	89.6	±	35.0	13.6	±	8.2
	チョウノスケソウ	6	54.7	±	18.9	58.4	±	19.6	77.7	±	23.7	7.4	±	2.9
シュート	ムラサキユキノシタ	4	29.8	±	3.6	34.1	±	4.4	54.4	±	7.2	16.6	±	2.8
	キョクチャナギ	6	64.0	±	30.3	66.8	±	32.7	78.8	±	35.9	23.6	±	6.8
	チョウノスケソウ	6	48.8	±	18.1	52.5	±	18.6	71.7	±	23.1	13.3	±	4.9

*暗呼吸 (R) を除く測定時の光強度 (PPFD) は約 $1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

表4 CO₂濃度 (Ca, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ air}$) に対する光合成速度比, 葉特性のまとめ*.

種	A(Ca400)/(Ca370)		A(Ca800)/(Ca400)		LMA ** (g m^{-2})	葉の N 含有率 (W/W%)	葉の PNUE ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ N s}^{-1}$)***
	Aleaf	Ashoot	Aleaf	Ashoot			
ムラサキユキノシタ	1.12	1.14	1.50	1.60	225.3 ± 17.6	2.09 ± 0.39	1.59 ± 0.65
キョクチャナギ	1.04	1.04	1.17	1.18	68.8 ± 6.3	3.48 ± 0.49	2.36 ± 0.76
チョウノスケソウ	1.07	1.08	1.33	1.37	158.9 ± 9.6	1.96 ± 0.24	2.87 ± 0.71

*測定時の光強度 (PPFD) は約 $1200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

**LMA, Leaf Mass per Area = 葉乾重 / 葉面積.

***PNUE, Nitrogen Use Efficiency; 光合成窒素利用効率. 測定時のCO₂濃度はCa400.

どのように変化をするか予測するうえで重要な研究課題である。また、3種のうちチョウノスケソウは、ニーオールスンのような北限域から日本の中緯度高山のような南限域まで幅広く分布しており (和田 2008, Hirao ら 2015), 遺伝的多様度が高緯度では高く中緯度では低い (Hirao ら 2015)。また同種には、葉寿命と葉特性にも地理的変異が見られ (和田 2008, Write ら 2004), 高緯度の方が常緑性や半常緑性で相対的に高い LMA と低い葉の N 含有率を, 中緯度では落葉性で相対的に低い LMA と高い葉の N 含有率を示す。さまざまなバイオームについて葉重ベースの葉特性を比較すると, 葉の N 含有率も純光合成速度も, 葉寿命が長いほど, 低い傾向が認められている (Reich ら 1999)。これらを踏まえて, 同一種または近縁種で, 光合成速度や PNUE など生理的応答も含めて葉特性を地理的に比較することも興味深く, 筆者らは今後の研究展開を検討している。

(4) チャンバーの改良効果

封入する植物の種類や植物量, 与えた水分量などによって条件は複雑になるため, 改良前後のチャンバーの状態を単純に比較することはできないが, 本研究で用いた改良型のチャンバーは, 以前のものと比べて, 測定値

の安定がやや早い傾向があった。経験的には, 少しでも早く安定が得られることは, 測定操作の簡便化, 測定値の信頼性や測定数の増加につなげることができる点でメリットと言える。本研究時には, 光強度測定用の光量子センサーを外付けして用いたが, より植物体に近い位置で光強度を測定するため, 本研究終了後に, 光量子センサーをチャンバー内に取り付けるように再改良をした (図 3c)。この改良によって, さらに測定の利便性や精度が向上することを期待している。

謝 辞

本研究実施および調査地滞在にご協力頂いた国立極地研究所の内田雅己博士ならびに同研究所北極観測センター, 有意義な情報をご提供頂いた富山大学の和田直也博士, 大学での本務を離れ研修する機会をお認めくださった農学部長小野正人博士, 生物環境システム学科主任小原廣幸博士を始めとする玉川大学農学部の皆さま, チャンバーの改良にあたりお世話になったメイワフォーシス株式会社の井上裕太氏ならびに小池久夫氏 (現, トレッド合同会社) に厚くお礼申し上げます。また本研究は, 玉川大学の研修制度による支援を受けた。ここに記して, 感謝申し上げます。

引用文献

- Cooper, E. J., S. Dullinger and P. Semenchuk (2011) Late snowmelt delays plant development and results in lower reproductive success in the high Arctic. *Plant Science* 180: 157–167.
- Hirao, A. S., M. Watanabe, Qi-Jing Liu, Xuefeng Li, T. Masuzawa, M. Ohara and N. Wada (2015) Low genetic diversity and high genetic divergence in southern rear edge populations of *Dryas octopetala* in the high mountains of far east Asia. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 66: 11–22.
- IPCC (2013) Climate Change 2013, The Physical Science Basis, Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds. Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. M. B. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, and P. M. Midgley). Cambridge University Press, New York.
- IPCC (2014) Climate Change 2014, Impacts, Adaptation, and Vulnerability Part A: Global and Sectoral Aspects, Working Group II Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds. Field, C. B., V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea, and L. L. White). Cambridge University Press, New York.
- LI-COR Environmental Newslines (2012) <http://www.licor.com/env/newslines/2012/02/li-6400xt-system-tech-tip-dealing-with-large-moist-samples/>. LI-COR Bioscience, Inc., Nebraska.
- Muraoka, H., M. Uchida, M. Mishio, T. Nakatsubo, H. Kanda and H. Koizumi. (2002) Leaf photosynthetic characteristics and net primary production of the polar willow (*Salix polaris*) in a high Arctic polar semi-desert, Ny-Ålesund, Svalbard. *Canadian Journal of Botany* 80: 1193–1202.
- Muraoka, H., H. Noda, M. Uchida, T. Ohtsuka, H. Koizumi and T. Nakatsubo. (2008) Photosynthetic characteristics and biomass distribution of the dominant vascular plant species in a high Arctic tundra ecosystem, Ny-Ålesund, Svalbard: implications for their role in ecosystem carbon gain. *Journal of Plant Research* 121: 137–145.
- Nakatsubo, T., Y. Sakata Bekku, M. Uchida, H. Muraoka, A. Kume, T. Ohtsuka, T. Masuzawa, H. Kanda and H. Koizumi. (2005) Ecosystem development and carbon cycle on a glacier foreland in the high Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Journal of Plant Research* 118: 173–179.
- NOAA Earth System Research Laboratory (2016) <http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/data.html>.
- Onoda Y., K. Hikosaka and T. Hirose (2004) Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology* 18: 419–425.
- Reich, P. B., C. Uhl, M. B. Walters and D. S. Ellsworth (1991) Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16–24.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, and W. D. Bowman (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* 80: 1955–1969.
- Robinson, C. H., P. A. Wookey, J. A. Lee, T. V. Callaghan and M. C. Press. (1998) Plant community responses to simulated environmental change at a high Arctic polar semi-desert. *Ecology* 79: 856–866.
- Rønning, O. I. (1996) The Flora of Svalbard. Norwegian Polar Institute. Oslo.
- Rumpf, S. B., P. R. Semenchuk, S. Dullinger and E. J. Cooper. (2014) Idiosyncratic responses of high Arctic plants to changing snow regimes. *PLOS ONE* 9: e86281.
- Semenchuk, P. R., B. Elberling and E. J. Cooper. (2013) Snow cover and extreme winter warming events control flower abundance of some, but not all species in high Arctic Svalbard. *Ecology and Evolution* 3: 2586–2599.
- Speed, J. D. M., E. J. Cooper, I. S. Jónsdóttir, R. van der Wal and S. J. Woodin (2010) Plant community properties predict vegetation resilience to herbivore disturbance in the Arctic. *Journal of Ecology* 98: 1002–1013.
- Van der Wal, R., S. Sjögersten, S. J. Woodin, E. J. Cooper, I. S. Jónsdóttir, D. Kuijper, T. A. D. Fox and A. D. Huiskes (2007) Spring feeding by pink-footed geese reduces carbon stocks and sink strength in tundra ecosystems. *Global Change Biology* 13: 539–545.
- 和田直也 (2008) 北アルプス立山に遺存するチョウノスケノウの生態：中緯度高山と極地ツンドラ個体群間の比較。日本生態学会誌 58: 205–212.
- Walker, M. D., C. Henrik Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. Sydonia Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jónsdóttir, J. A. Klein, B. Magnússon, U. Molau, S. F. Oberbauer, S. P. Rewa, C. H. Robinson, G. R. Shaver, K. N. Suding, C. C. Thompson, A. Tolvanen, Ø. Totland, P. Lee Turner, C. E. Tweedie, P. J. Webber, and P. A. Wookey (2006) Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *PNAS* 103: 1342–1346.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas and R. Villar (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.