



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ミズゴケ類の光合成に及ぼす温度, pH, 塩濃度の効果
Author(s)	原口, 昭
Citation	低温科学, 0073, 31-40
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59062
Type	departmental bulletin paper
File Information	35-44.pdf



ミズゴケ類の光合成に及ぼす温度, pH, 塩濃度の効果

原口 昭

2014 年 11 月 12 日受付, 2015 年 1 月 28 日受理

ミズゴケ類は, 一般に周極域の寒冷で, 貧栄養な酸性土壌の泥炭地で優占するが, この総説では, ミズゴケ類の主な分布環境とは異なる, 高温環境, 高い pH 環境, 高塩分環境でのミズゴケ類の光合成活性に関する計測結果を総合して述べる. pH に対する光合成, 呼吸活性の応答に関しては, pH=3.8-9.8 の範囲で 8 種について計測した. 総光合成速度, 暗呼吸速度について, それぞれ 1 種のみが pH に対する有意な応答を示し, 他では有意な応答は認められなかった. ミズゴケ類の主な生育環境とは異なる塩基性の環境でも生理的な光合成活性は高い値を保っていると言える. 温度依存性に関しては 5-40°C の範囲で 5 種について計測した. 全種について 30-35°C で総光合成速度が最大値を示したが, 2 種についてのみ温度に対する有意な応答が認められた. 低温環境に分布の中心を有するミズゴケ類は, 必ずしも低温環境で高い光合成活性を示すとは限らず, 40°C までの範囲では比較的高温の環境でも高い生理活性を示すことがわかった. 塩濃度依存性については 2 種間の比較を行ったが, 0-500 mM の塩化ナトリウム溶液中への 9-12 日間の浸漬の結果, 1 種でのみ塩濃度の上昇に伴う総光合成速度の低下と暗呼吸速度の有意な増加が認められたが, 2 種ともに 300 mM 以上の高い塩濃度環境でも光合成活性を維持していた. このように, ミズゴケ種は, 優占する生育環境とは異なる特殊環境においても生理的に高い耐性を有していると考えられる.

Photosynthetic responses of *Sphagnum* spp. to temperature, pH and salinity

Akira Haraguchi

Sphagnum spp. dominate in peat-forming mires in the circumpolar zone with acidic, low-temperature, and oligotrophic environments. However, some *Sphagnum* spp. colonize mires in coastal and volcanic areas with high pH (6.0-7.0) and high salt concentrations resulting from sea water and volcanic ash, and high-temperature mires (>40°C in the hot season). This review discusses the responses of photosynthesis and respiration of *Sphagnum* spp. under extreme conditions of pH, temperature, and salinity. The pH-dependence of photosynthesis in eight *Sphagnum* spp. was analyzed in the range of pH 3.8 to pH 9.8. The gross photosynthetic rate of most *Sphagnum* spp. did not show a significant response to pH. The dark respiration rate of *Sphagnum* spp. increased with increasing pH. The temperature dependence of photosynthesis of five *Sphagnum* spp. was evaluated in the range of 5°C to 40°C. The optimal temperature range of gross photosynthesis was 30-35°C. Dark respiration of *Sphagnum* spp. increased with increasing temperature. Photosynthesis of *Sphagnum* spp. was evaluated in the salinity range of 0 to 500 mM NaCl. The gross photosynthetic and dark respiration rates of two *Sphagnum* spp. showed positive values at >300 mM NaCl. The dark respiration rate of these two *Sphagnum* spp. increased with increasing salinity. Thus, *Sphagnum* spp. show physiological tolerance to extreme environments that differ from their normal growth habitats.

キーワード: 泥炭地, *Sphagnum*, 高温耐性, 耐塩性, 耐塩基性
mire, *Sphagnum*, high temperature tolerance, salinity tolerance, high pH tolerance

連絡先

原口 昭

北九州市立大学国際環境工学部

Faculty of Environmental Engineering, The University
of Kitakyushu

Tel. 093-695-3291

e-mail: akhgc@kitakyu-u.ac.jp

1. はじめに

北方泥炭地の主要な泥炭構成植物であるミズゴケ類は, 一般に貧栄養な泥炭地に優占し, 植物体のプロトン交換機能とミズゴケ酸の分泌によって土壌を酸性化する. したがって, 寒冷で酸性環境, かつ栄養塩濃度の低

い低張な環境で優占する。ミズゴケ類は、貧栄養環境下でも高い一次生産速度を示し、また生育環境が酸性化することにより植物体の分解速度が低くなるため、泥炭形成機能が強く、周極域の泥炭地の泥炭蓄積に大きく寄与している。泥炭地の炭素蓄積量は著しく高いため、ミズゴケ類は全球炭素循環にかかわる重要な植物群の一つと考えられている (Belyea and Warner, 1996)。ミズゴケ類の一次生産速度の環境応答については、ミズゴケ個体や群落の成長速度と環境要因との関連に関する研究が行われてきた。ミズゴケ類の成長に及ぼす化学的環境 (pH や栄養塩濃度) の影響に関しては, Clymo and Hayward (1982), Hayward and Clymo (1983) にまとめられているが、一般にミズゴケ類は酸性で貧栄養な環境での生育が良好である。栄養塩の中では、カルシウムやリンが高濃度になると成長が抑制されることが知られている。栄養塩負荷とミズゴケ類の成長、光合成機能との関連に関しては、大気降下物由来の窒素負荷との関連が議論されている。Gunnarsson and Rydin (2000), Heijmans et al. (2002), Granath et al. (2009) などの研究では、いずれも窒素負荷によりミズゴケ類の一次生産速度は低下することが示されているが、光合成速度は窒素負荷により増加し、必ずしも純光合成速度が純一次生産とは一致しない。また、炭素循環の観点からは、有機物生産と分解による泥炭土壌と大気との間の炭素収支を議論する研究が進められている (Fenner et al., 2004)。このような、個体や群落レベルでの一次生産に関する解析のほか、生理生態的な観点から、光合成速度に直接影響を及ぼす要因についての解析も行われてきた (Haraguchi, 1996 など)。

ミズゴケ類の主な生育地の環境は、上述のとおり、低温、酸性かつ貧栄養な環境であるが、これらは泥炭地の一般的な環境特性である。しかしながら、ミズゴケ類がこれらの環境要因に対してどこまで耐性を有しているのか、すなわち、高温環境、中性や塩基性環境、富栄養あるいは高塩分環境でのミズゴケ類の生理特性についてはほとんど研究例がない。本稿では、ミズゴケ類の光合成速度が一般的なミズゴケ類の分布環境とは異なる特殊環境の下でいかなる応答を示すのかについての計測結果を、pH 環境、温度環境および高塩濃度環境に関して解析した結果から、ミズゴケ類の生理的耐性を総合的に示すことを目的とする。光合成活性などの短期的な生理活性と、一次生産、分布などの長期的な生態特性とは必ずしも一致しないが、光合成活性という共通の指標を用いて3種の特殊環境へのミズゴケ類の耐性を比較検討する。本稿では、光合成速度の pH 依存性、および温度依存性に関しては、Haraguchi et al. (2003), 原口 (2010) および Haraguchi and Yamada (2011) で発表したデータに未発表データを加えて再計算を行った結果を示す。また、塩濃度依存性に関しては、すべて未発表

の結果を示す。それぞれの研究は、産地や種が異なるミズゴケ植物体を用いているため、種間比較や産地間の比較はできないが、ミズゴケ類一般の特殊環境への耐性を総論として述べる。

2. 光合成の pH 依存性

2.1 pH 環境がミズゴケに及ぼす効果

ミズゴケ類の成長に及ぼす環境水の pH の効果は, Clymo and Hayward (1982), Hayward and Clymo (1983) に述べられているが、少数のパイオニア種を除き、一般にミズゴケ類は塩基性の環境で成長速度が低下する、あるいは枯死することが明らかになっている (Giller and Wheeler, 1988)。これは塩基性の石灰岩土壌にはミズゴケ類が生育しないことと関連し、高い pH と高濃度のカルシウムイオンがミズゴケの生理活性を阻害することが知られている。しかしながら、カルシウムイオンなど石灰岩土壌に関連する要因を除いた pH のミズゴケの生理活性に及ぼす効果は知られておらず、Haraguchi (1996) や Haraguchi et al. (2003) などわずかな研究例があるにすぎない。ここでは、既報のデータに未発表のデータを加えて再解析して pH 環境がミズゴケに及ぼす効果をまとめて示す。

2.2 方法

計測には、北海道落石産のチャミズゴケ (*Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr.), ウスベニミズゴケ (*Sphagnum rubellum* Wils), スギバミズゴケ (*Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.), ムラサキミズゴケ (*Sphagnum magellanicum* Brid.), ホソバミズゴケ (*Sphagnum girgensohnii* Russ.), ウロコミズゴケ (*Sphagnum squarrosum* Crome), 新潟県新発田市産 (杵瀨, じゅんさい池) のオオミズゴケ (*Sphagnum palustre* L.), ハリミズゴケ (*Sphagnum cuspidatum* Hoffm.) を用いた。

培養液の pH は、Tris-MES バッファー ($50 \mu\text{mol L}^{-1}$ の Tris (hydroxymethyl) aminomethane と $50 \mu\text{mol L}^{-1}$ of 2-(N-morpholino) ethane sulfonic acid の混合溶液) を用いて調整し、混合比を変えて7段階の pH に設定した (pH=3.8, 5.6, 6.2, 7.2, 8.2, 8.8, 9.8)。

先端から 2 cm の長さに切断したミズゴケ個体約 50 個体を、自然状態での個体群密度にほぼ等しくなるように、密閉したガラスチャンバー内に配置した。これに、pH を調整した緩衝液を、ミズゴケの成長点 (capitula) のみが大気中に置かれるような状態まで満たし、 25°C で 2 日間強光下 (PPFD= $200\text{--}300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) に置いた。

二酸化炭素の収支を求める際には、密閉したチャンバーに 0.3 L min^{-1} の流速で空気を送り込み、チャン

バーの入口および出口における二酸化炭素濃度を赤外線ガスアナライザー (Shimadzu URA-106, Shimadzu Co., Kyoto, Japan) で 30 分間計測した。光源には、6 灯の 60-W クリプトン電球を用い、植物体に 3 方向から光が照射されるように電球を配置した。チャンバー内の光合成有効波長域の光量子束密度は、3 側面で 333

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 残りの 1 側面で $93 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。Maberly and Spence (1983) および Harley et al. (1989) によれば、ミズゴケ類の光合成速度が光飽和に達する光量子束密度は $220\text{--}500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とされているので、本計測で用いた光量子束密度でミズゴケ類の光合成速度はほぼ飽和に達していると考えられる。光合

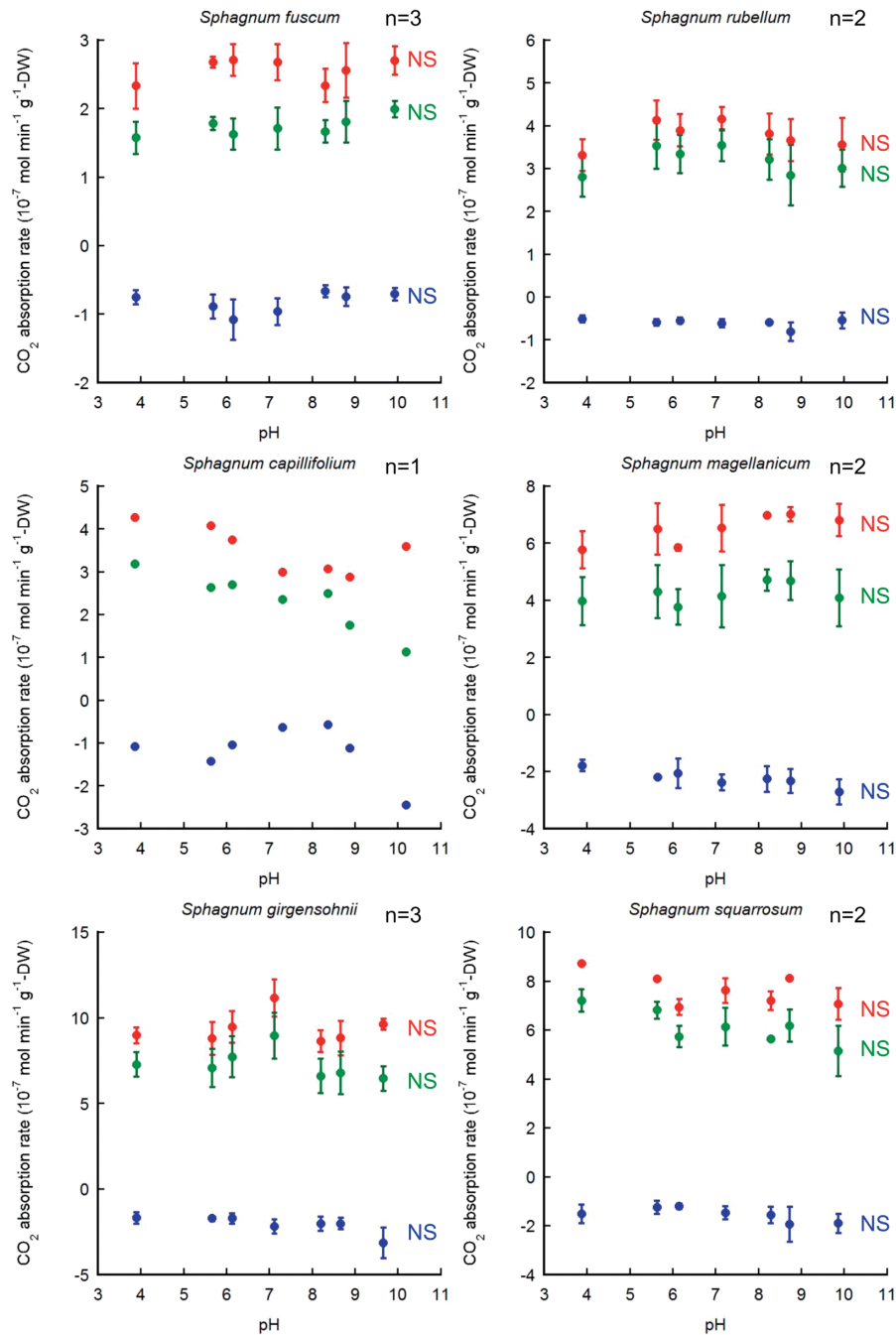


図1：北海道落石産のチャミズゴケ (*Sphagnum fuscum*), ウスベニミズゴケ (*S. rubellum*), スギバミズゴケ (*S. capillifolium*), ムラサミミズゴケ (*S. magellanicum*), ホソバミズゴケ (*S. girgensohnii*), ウロコミズゴケ (*S. squarrosum*) の総光合成速度 (●), 純光合成速度 (●), 暗呼吸速度 (●) の pH 依存性 Haraguchi et al. (2003) および原口 (2010) で発表したデータに未発表データを加えて再計算した。各計測値の平均値および標準誤差を示す。平均値間の有意差を、pH 処理間で一元配置分散分析により検定し、有意水準を示した。NS：有意差なし ($p > 0.05$)；n=反復数

Figure 1: The pH dependence of gross photosynthetic rate (●), net photosynthetic rate (●) and dark respiration rate (●) of *Sphagnum fuscum*, *S. rubellum*, *S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *S. girgensohnii* and *S. squarrosum* from Ochiishi, eastern Hokkaido, Japan. Data presented in Haraguchi et al. (2003) and Haraguchi (2010) were recalculated including unpublished data. Means and standard error are shown. Significance of difference among means by pH treatments were tested by one-way ANOVA. NS: not significant ($p > 0.05$); n=repetition number

成速度の計測の後、チャンバー全体をアルミホイルで覆い、暗呼吸速度を30分間計測した。光合成および暗呼吸速度の計測の後、ミズゴケ植物体を110°Cで24時間以上絶乾し、乾燥重量を求めた。光合成および暗呼吸速度は、乾燥重量当たりで示した。

2.3 結果および考察

落石産の5種のミズゴケ、チャミズゴケ、ウスベニミズゴケ、ムラサキミズゴケ、ホソバミズゴケ、ウロコミズゴケの総光合成速度、純光合成速度、暗呼吸速度に関しては、pH=3.5-9.8の範囲において有意差は認められなかった（図1）。また、スギバミズゴケに関しても、測定の変動はないが、他種同様の傾向を示しており、pHの違いによる光合成、呼吸速度の違いは認められないと考えられる。有意差は認められないが、総光合成速度に関しては、酸性域で最大値を示す種（スギバミズゴケ、ウロコミズゴケ）と中性域で最大値を示す種（ウスベニミズゴケ、ホソバミズゴケ）、および塩基性域で最大値を示す種（チャミズゴケ、ムラサキミズゴケ）に分

類された。また、暗呼吸速度に関しては、pHに対してほぼ変化がないが、スギバミズゴケ、ムラサキミズゴケ、ホソバミズゴケ、ウロコミズゴケは塩基性域で増加する傾向が見られた。

杣瀧およびじゅんさい池産のミズゴケに関しては、オオミズゴケではpHの上昇に伴って総光合成速度、純光合成速度は低下し、暗呼吸速度は増加する傾向が認められた（図2）。杣瀧産のオオミズゴケの総光合成速度、純光合成速度、およびじゅんさい池産の純光合成速度はpHの増加に対して有意な低下を示した。ハリミズゴケに関しては、杣瀧産の純光合成速度と暗呼吸速度でpHに対する有意な応答が認められたが、純光合成速度の低下は、暗呼吸速度の増加に伴うものである。総光合成速度に関しては、両産地の個体ともに有意差は認められなかった。

pHに対する光合成、呼吸活性の応答を、計測に用いた全種を通して見ると、総光合成速度に関しては杣瀧産のオオミズゴケでのみ有意な応答がみられ、他では有意差は認められなかった。暗呼吸速度に関しては、杣瀧産

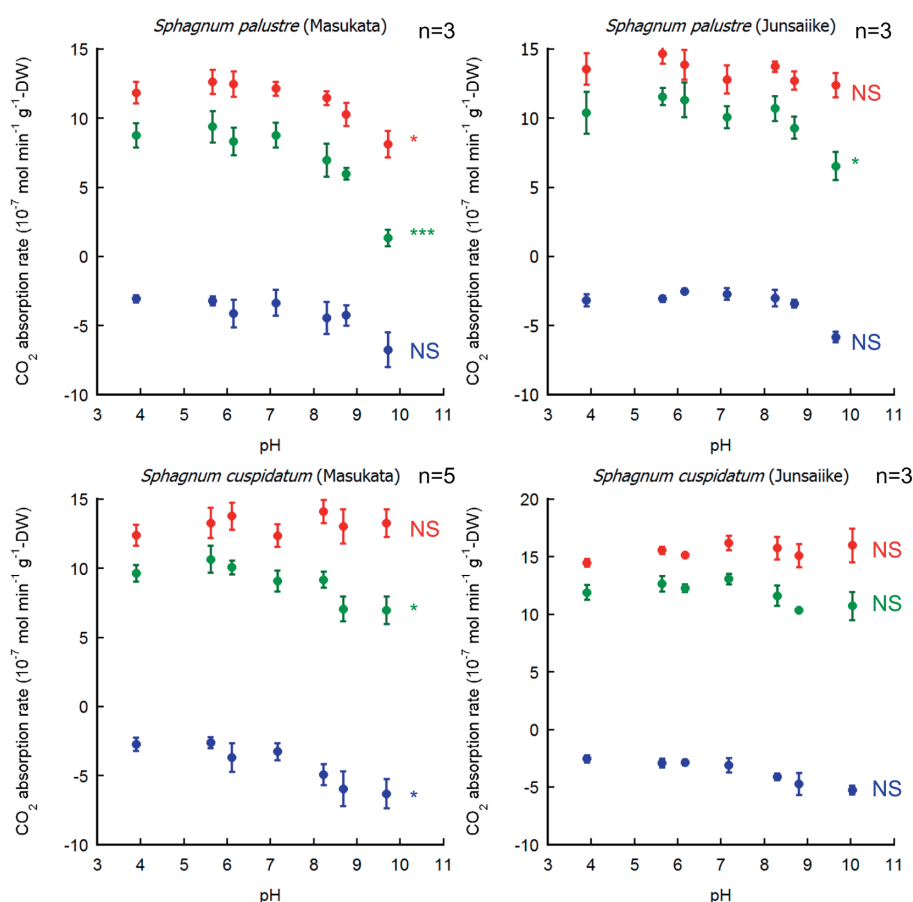


図2：新潟県杣瀧産およびじゅんさい池産のオオミズゴケ (*Sphagnum palustre*)、およびハリミズゴケ (*S. cuspidatum*) の総光合成速度 (●), 純光合成速度 (●), 暗呼吸速度 (●) のpH依存性。各計測値の平均値および標準誤差を示す。平均値間の有意差を、pH処理間で一元配置分散分析により検定し、有意水準を示した。*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, NS: 有意差なし ($p > 0.05$); n=反復数

Figure 2: The pH dependence of gross photosynthetic rate (●), net photosynthetic rate (●) and dark respiration rate (●) of *Sphagnum palustre* and *S. cuspidatum* from Masukata mire and Jyunsaike in Niigata, northern Honshu, Japan. Means and standard error are shown. Significance of difference among means by pH treatments were tested by one-way ANOVA. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, NS: not significant ($p > 0.05$); n=repetition number

のハリミズゴケでのみ pH の上昇に伴う有意な増加が認められ、他では有意な応答は認められなかった。しかし、暗呼吸速度に関しては、pH の増加に伴う速度の増加傾向が多く種の種で認められ、これが純光合成速度の低下と関連していると考えられる。従って、ミズゴケ類の光合成速度は、総光合成速度については pH による応答はほとんど見られないが、純光合成速度に関しては、pH の上昇に伴う暗呼吸速度の増加により低下する傾向が見られた。このような pH に対する応答はほとんどの場合有意ではなく、ミズゴケ類の主な生育環境である酸性環境とは異なる塩基性の環境でも高い光合成活性を保っていると言える。しかしながら、長期的な成長速度の pH に対する応答を見ると、塩基性環境に耐性を持つウロコミズゴケ (Giller and Wheeler, 1988) を除いて pH の上昇に伴う有意な低下あるいは pH = 7 以上での枯死が認められた (Haraguchi et al., 2003)。また、pH = 7 以上の栽培条件では、多くの個体で細胞の解離が認められたことから、塩基性環境は細胞の機能維持に影響を及ぼしている可能性がある。短期的な光合成活性は長期的な成長とは直接関係しないが、光合成活性に関する pH の上昇に対するわずかな速度の減少の累積が、塩基性領域での低い成長速度や細胞機能の低下、枯死の一因となっていると考えられる。

3. 光合成の温度依存性

3.1 温度環境がミズゴケに及ぼす効果

ミズゴケ類は周極域の泥炭地で優占する寒冷地系の植物であり、冷温帯から亜寒帯に分布の中心を有する。ミズゴケ類は暖温帯の泥炭地にも残存種として分布するが、暖温帯での泥炭地の分布は高標高の寒冷域が主であるため、温暖な環境でのミズゴケ類の分布は一般的ではない。ハリミズゴケの亜種である *Sphagnum cuspidatum* subsp. *subrecurvum* var. *flaccidifolium* (A. Johnson) A. Eddy は、熱帯低湿地の泥炭湿地林に分布する種であるが (浅田・原口, 2006)、熱帯におけるミズゴケ類の分布は高標高地を除いて稀である。本種のように高温環境に生育する種も存在するが、分布の中心は寒冷域であり、低温環境が最適生育環境であると考えられている。一方、高温環境への耐性に関してはほとんど知られていない。ここでは、Haraguchi and Yamada (2011) に発表したデータに未発表のデータを加えて再解析して温度環境がミズゴケに及ぼす効果をまとめて示す。

3.2 方法

光合成の測定は、チャンバーに通気した空気中の二酸化炭素濃度の変化から求めた。同化箱 (13 cm × 10 cm × 4.5 cm, うち上部のみアクリル板 10.2 cm × 7

cm) にミズゴケ植物体を入れ、温度調節した水槽 (100 L) 中に固定した。これに空気を通気し、同化箱を通過する前後の二酸化炭素濃度を赤外線ガスアナライザー (LI-COR, LI-840 CO₂/H₂O アナライザー) により計測した。光源は 500 W ハロゲンランプ 4 灯を用い、光量子密度センサー (LI-COR, LI-250A) により光量子束密度を測定した。

計測には、大分県九重タデ原湿原産のヒメミズゴケ (*Sphagnum fimbriatum* Wils. ex Wilson & Hooker), オオミズゴケ (*S. palustre*), および北海道落石産のチャミズゴケ (*S. fuscum*), イボミズゴケ (*Sphagnum papillosum* Lindb.), サンカクミズゴケ (*Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr.) を用いた。各個体の頂端から 1 cm (capitula) を切り取り、それぞれイオン交換水を満たしたシャーレに等間隔で並べ、温度 20°C, PPFD = 90 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に 24 時間置いた。ブランク測定の後、試料を同化箱に入れて密閉し、水槽内に固定した。同化箱内に圧縮空気を流速 1.0 L min⁻¹ で通気した。試料の温度を 5°C, PPFD を寒紗を用いて 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ から 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ へと変化させ、同化箱内を通過する前後の二酸化炭素濃度を測定した。この測定を 5°C から 40°C まで 5°C おきの温度設定で行った。

測定後、サンプルを 70°C で 24 時間乾燥させ、乾燥重量を測定し、単位乾燥重量あたりの光合成・呼吸速度を求めた。

3.3 結果および考察

光合成の温度依存性の計測に供した 5 種のミズゴケのうち、タデ原産のオオミズゴケ、落石産のサンカクミズゴケについて、総光合成速度および暗呼吸速度に有意な温度に対する応答が認められた (図 3)。一方、タデ原産のヒメミズゴケ、落石産のチャミズゴケ、イボミズゴケに関しては総光合成速度、暗呼吸速度ともに温度に対する有意な応答は認められなかった。有意差の有無にかかわらず、ヒメミズゴケ、サンカクミズゴケにおいては 30°C, オオミズゴケ、チャミズゴケ、イボミズゴケに関しては 35°C で総光合成速度が最大値を示した。暗呼吸速度に関しては、ヒメミズゴケ、イボミズゴケ、サンカクミズゴケについては温度の上昇に伴う速度の上昇が認められた。また、オオミズゴケに関しては、30°C で高い暗呼吸活性を示した。

ミズゴケ類の光合成、呼吸活性の温度依存性に関しては、30–35°C で総光合成速度が最大値を示し、40°C において低下するものの有意差を示す場合は少なく、40°C でも比較的高い光合成活性を維持していると考えられる。また、呼吸活性に関しては、温度の上昇に伴う活性の増加が認められるが、温度に対する暗呼吸速度の応答は、5–40°C の範囲では有意ではない。このことは、低温環境に分布の中心を有するミズゴケ類は、必ずしも低温環境

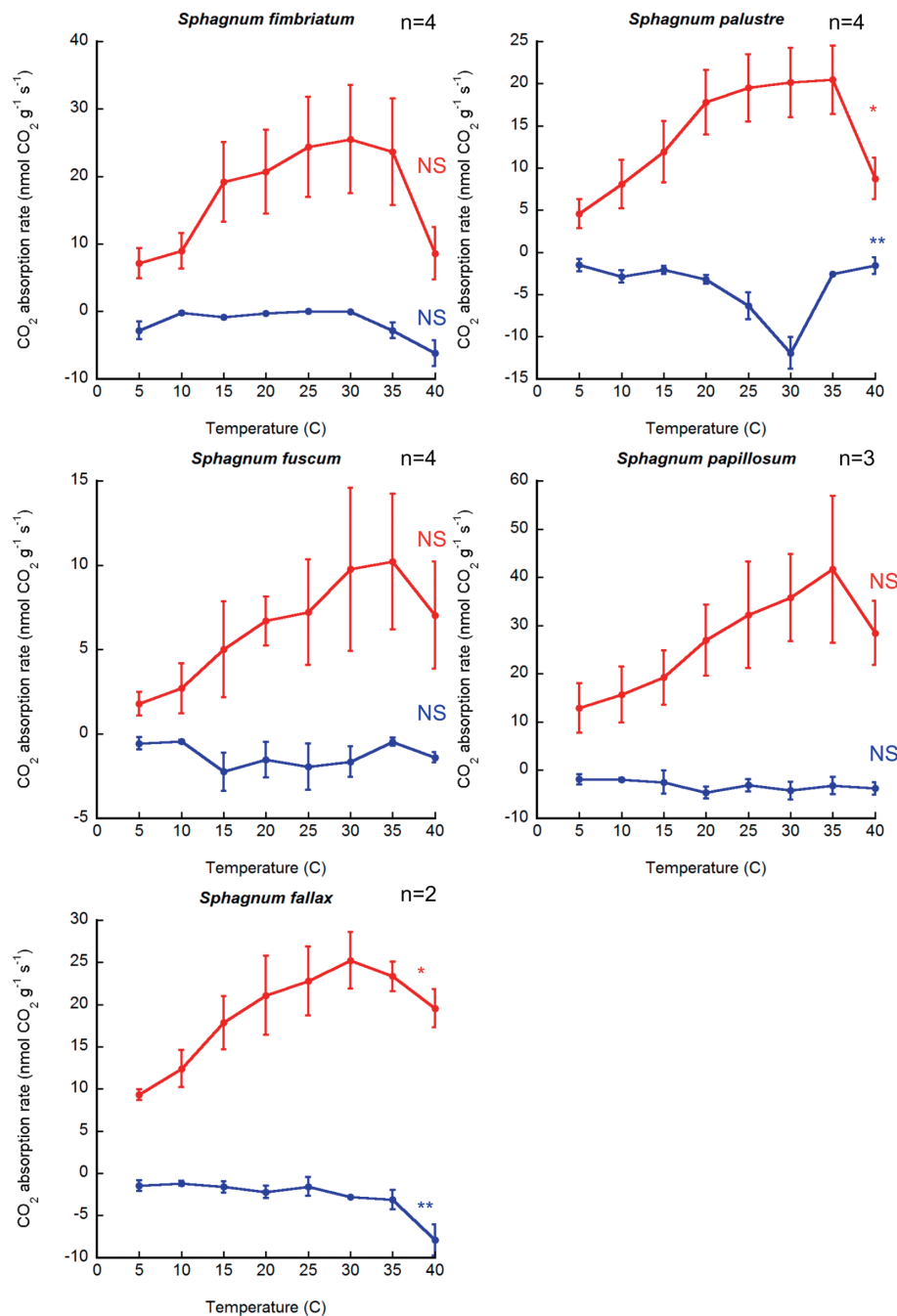


図3：大分県九重タデ原湿原産のヒメミズゴケ (*Sphagnum fimbriatum*)，オオミズゴケ (*S. palustre*)，北海道落石産のチャミズゴケ (*S. fuscum*)，イボミズゴケ (*S. papillosum*)，サンカクミズゴケ (*S. fallax*) の総光合成速度 (●) および暗呼吸速度 (●) の温度依存性 Haraguchi and Yamada (2011) および原口 (2010) で発表したデータに未発表データを加えて再計算した。各計測値の平均値および標準誤差を示す。平均値間の有意差を、温度処理間で一元配置分散分析により検定し、有意水準を示した。*： $p < 0.05$ ，**： $p < 0.01$ ，NS：有意差なし ($p > 0.05$)；n=反復数

Figure 3: Temperature dependence of gross photosynthetic rate (●) and dark respiration (●) of *Sphagnum fimbriatum* and *S. palustre* from Tadewara mire, northern Kyushu, Japan, and of *S. fuscum*, *S. papillosum* and *S. fallax* from Ochiishi, eastern Hokkaido, Japan. Data presented in Haraguchi and Yamada (2011) and Haraguchi (2010) were recalculated including unpublished data. Means and standard error are shown. Significance of difference among means by temperature treatments were tested by one-way ANOVA. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, NS: not significant ($p > 0.05$); n = repetition number

で高い光合成活性を示すとは限らず、40°Cまでの範囲では比較的高温の環境にも生理的に耐性を示すことがわかる。ミズゴケ類は熱帯の低湿地にも分布することから、属としては熱帯泥炭地のような高温環境にも生育することができるが、熱帯泥炭地には森林が成立していること

から、現状では泥炭形成植物としてこのような森林内に生育することは困難である。したがって、泥炭を堆積しつつ酸性環境を形成するミズゴケ種は周極域の泥炭地で優占しているものと考えられる。なお、ミズゴケ種が熱帯低湿地にも生育可能であることは、南北の周極域に共

通するミズゴケ種が分布する点に関して、熱帯低湿地がこのような種の起源であるとの仮説を考察する上で重要である。

4. 光合成の塩濃度依存性

4.1 塩濃度がミズゴケに及ぼす効果

ミズゴケ類は一般に貧栄養環境で優占するため、ミズゴケ類に影響を及ぼす水の塩濃度は通常低い。ミズゴケ類が富栄養な環境、特にリン酸塩濃度が高い環境で成長速度が低下することに関しては Clymo and Hayward (1982), Hayward and Clymo (1983) に示されており、富栄養環境に対してミズゴケ類の生理的耐性が低いことがわかる。一方、海塩への耐性、すなわち高浸透圧環境への耐性に関しては、海洋性泥炭地の分布が世界的に見て限定されていることから、これまで研究の対象とされなかった。海洋性のミズゴケ湿原では海水の飛沫や海水の直接的な侵入によりミズゴケ群落が海塩の影響を直接的に受けるが、海水の飛沫は降水や泥炭間隙水により希釈され (Iyobe and Haraguchi, 2008), また海水の直接的な侵入がある泥炭地でも、ヨシ群落など塩性湿地が海水の直接的影響を緩衝するために (原口, 2008), ミズゴケ群落が直接海水に触れることは無い。したがって、高潮や津波など特殊な場合に限ってミズゴケ類の耐塩性が問題になるにすぎない。ここでは、このような特殊条件下でのミズゴケ類の耐性を明らかにするために、塩濃度に対するミズゴケ類の光合成活性を調べた。

4.2 方法

計測には、大分県九重坊ガツル湿原産のヒメミズゴケ (*S. fimbriatum*) およびオオミズゴケ (*S. palustre*) を用いた。培養液は、塩化ナトリウム濃度を 0–500 mM に設定した Hoagland 溶液を調製し、Tris-MES バッファーで pH=6.0 に調整したものを用いた。計測は、ミズゴケ植物体の先端約 1 cm (capitula) を切り取り、超純水で洗浄したのち培養液に 9–12 日間浸漬し、PPFD=90 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で培養後、光合成・呼吸活性、クロロフィル含有量の測定を行った。

光合成・呼吸活性の測定は、培養液からミズゴケ個体を取り出し、超純水に浸して洗浄し、0.5 mol/L 炭酸水素ナトリウム 1 mL を含むバッファー溶液 100 mL に浸漬したのち、窒素で脱気した同じ組成のバッファーの入った試験管に移して行った。水温を 25°C、光量子束密度を 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に設定し、溶存酸素濃度の変化を 5 分間測定した。明条件での測定後、暗状態にし、呼吸速度を 5 分間測定した。計測後のミズゴケは、クロロフィル a 含有量の測定に供した。

光合成・呼吸活性測定後のミズゴケ個体は遠沈管に移し、これに N,N-ジメチルホルムアミド (DMF) を 2 mL 加え、クロロフィルを抽出した。抽出したクロロフィル a 濃度は、646.8 nm, 663.8 nm, 750.0 nm の吸光度から求めた。ミズゴケ個体は 75°C で 48 時間以上乾燥させ乾燥重量を求め、各計測値は乾燥重量あたりで示した。

4.3 結果および考察

坊ガツル産のヒメミズゴケおよびオオミズゴケについて

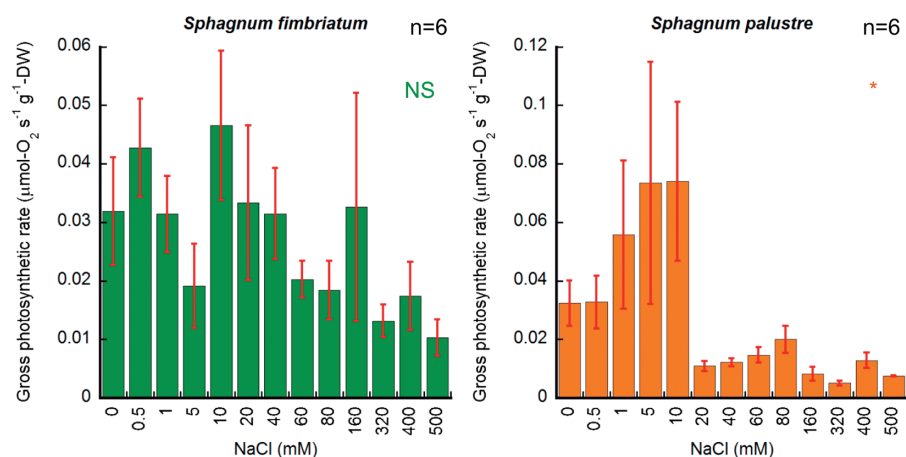


図4：大分県九重坊ガツル湿原産のヒメミズゴケ (*Sphagnum fimbriatum*; 左図)、オオミズゴケ (*S. palustre*; 右図) の総光合成速度の NaCl 濃度に対する応答。各濃度の NaCl を含む Hoagland 溶液に 9–12 日間浸漬して培養した個体の総光合成速度の平均値および標準誤差を、9 日間培養と 12 日間培養のデータを併せて示す。平均値間の有意差を、NaCl 濃度処理間で一元配置分散分析により検定し、有意水準を示した。*: $p < 0.05$, NS: 有意差なし ($p > 0.05$); n=反復数

Figure 4: Response of gross photosynthetic rate of *Sphagnum fimbriatum* (left) and *S. palustre* (right) from Bougatsuru mire, northern Kyushu, Japan on the NaCl concentration of cultivated medium. Gross photosynthetic rate measurements were made 9–12 days after the cultivation in each concentration of NaCl solution containing Hoagland solution. Data of 9 days' incubation and 12 days' incubation were pooled and analyzed. Means and standard error are shown. Significance of difference among means by NaCl concentration treatments were tested by one-way ANOVA. *: $p < 0.05$, NS: not significant ($p > 0.05$); n=replication number

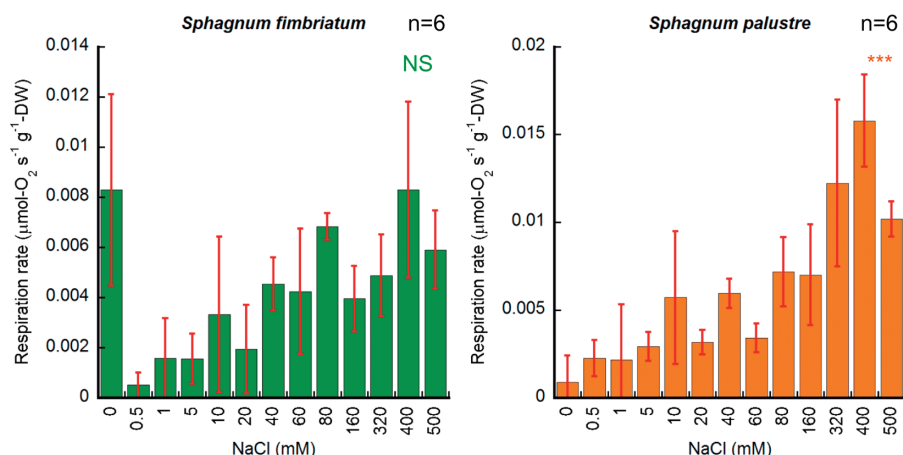


図5：大分県九重坊ガツル湿原産のヒメミズゴケ (*Sphagnum fimbriatum*; 左図), オオミズゴケ (*S. palustre*; 右図) の暗呼吸速度のNaCl濃度に対する応答。各濃度のNaClを含むHoagland溶液に9-12日間浸漬して培養した個体の総光合成速度の平均値および標準誤差を, 9日間培養と12日間培養のデータを併せて示す。平均値間の有意差を, NaCl濃度処理間で一元配置分散分析により検定し, 有意水準を示した。***: $p < 0.001$, NS: 有意差なし ($p > 0.05$); n=反復数

Figure 5: Response of dark respiration rate of *Sphagnum fimbriatum* (left) and *S. palustre* (right) from Bougatsuru mire, northern Kyushu, Japan on the NaCl concentration of cultivated medium. Dark respiration measurements were made 9-12 days after the cultivation in each concentration of NaCl solution containing Hoagland solution. Data of 9 days' incubation and 12 days' incubation were pooled and analyzed. Means and standard error are shown. Significance of difference among means by NaCl concentration treatments were tested by one-way ANOVA. ***: $p < 0.001$, NS: not significant ($p > 0.05$); n= repetition number

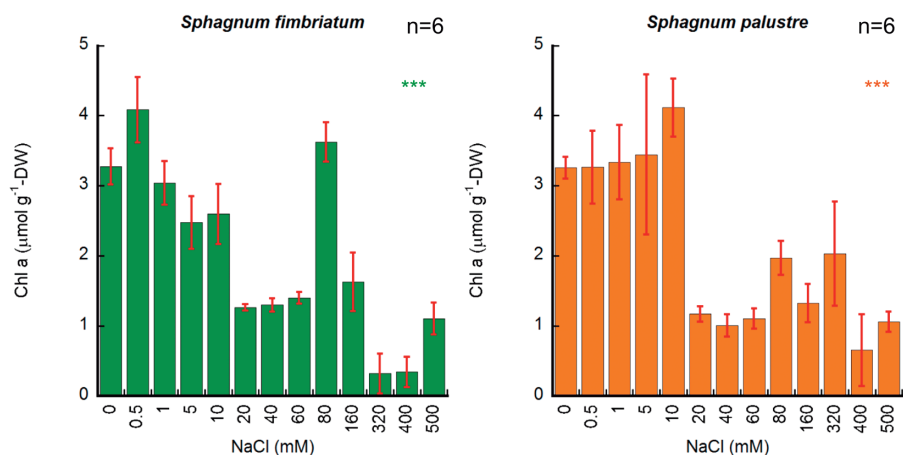


図6：大分県九重坊ガツル湿原産のヒメミズゴケ (*Sphagnum fimbriatum*; 左図), オオミズゴケ (*S. palustre*; 右図) のクロロフィルa濃度 ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{DW}$) のNaCl濃度に対する応答。各濃度のNaClを含むHoagland溶液に9-12日間浸漬して培養した個体の総光合成速度の平均値および標準誤差を, 9日間培養と12日間培養のデータを併せて示す。平均値間の有意差を, NaCl濃度処理間で一元配置分散分析により検定し, 有意水準を示した。***: $p < 0.001$; n=反復数

Figure 6: Response of chlorophyll a contents ($\mu\text{mol g}^{-1}\text{DW}$) in *Sphagnum fimbriatum* (left) and *S. palustre* (right) from Bougatsuru mire, northern Kyushu, Japan on the NaCl concentration of cultivated medium. Dark respiration measurements were made 9-12 days after the cultivation in each concentration of NaCl solution containing Hoagland solution. Data of 9 days' incubation and 12 days' incubation were pooled and analyzed. Means and standard error are shown. Significance of difference among means by NaCl concentration treatments were tested by one-way ANOVA. ***: $p < 0.001$; n= repetition number

て, 総光合成速度の塩濃度依存性を調べた結果, 0-500 mMの塩化ナトリウム溶液中への9-12日間の浸漬の結果, ヒメミズゴケでは塩濃度に対する有意な応答が認められず, オオミズゴケでは有意な応答が認められた (図4)。なお, ここでは9日間培養と12日間培養の個体の計測値に有意差が認められなかったため, これらのデータを併せて解析を行った。両種とも塩濃度の上昇に伴い速度の低下傾向が認められたが, オオミズゴケでは20 mM以上で有意な総光合成速度の低下が認められた。

ヒメミズゴケがオオミズゴケと比較して高塩濃度環境でも高い光合成活性を維持していたことは, ヒメミズゴケが塩基性環境や鉍質土壌にも生育する種であることと関連していると思われる (Giller and Wheeler, 1988)。暗呼吸速度に関しては, オオミズゴケについて塩濃度の上昇に伴う有意な増加傾向が認められ, 320 mM以上で特に高い値を示した (図5)。ヒメミズゴケでは, 純水中での培養で高い値が示されたのを除くと, 塩濃度の上昇に伴う暗呼吸速度の増加傾向が認められた。これは, 高

塩濃度環境で細胞に浸透する塩類を細胞外に能動的に排出するための呼吸活性の増加が一因となっていると思われる。暗呼吸速度の増加により純光合成速度が低下するため、高塩濃度環境でのミズゴケ類の成長速度は低塩濃度環境と比較して低くなると考えられる。クロロフィル a 含有量に関しては、両種ともに塩濃度の上昇に伴う有意な低下を示したが、20 mM 以上での低下が顕著であった (図 6)。

一般にミズゴケ類は貧栄養環境に分布の中心を持ち、また海洋性のミズゴケ群落でも、落石岬湿原で 1.2 mM (Haraguchi et al., 2003)、霧多布湿原で 0.6 mM (原口, 2008)、春国岱の塩湿地辺縁部で 36 mM (Nishijima et al., 2003) であり (いずれも泥炭間隙水の電気伝導度の値を塩分濃度に換算した)、高塩濃度環境に分布することは、一時的な海水の冠水以外は想定されない。本計測から、500 mM の塩化ナトリウムへの約 10 日間の浸漬によってもなお光合成活性を保っていることから、少なくとも本計測に用いた 2 種のミズゴケに関しては高塩濃度環境に耐性を有していると判断できる。

5. 結論

ミズゴケ類が優占する周極域の泥炭湿地の一般的な環境とは異なる、高 pH 環境 (pH=8.0-10.0)、高温環境 (30-40°C)、高塩濃度環境 (300-500 mM NaCl) においても、多くのミズゴケ種は高い光合成活性、呼吸活性を保っていた。このことは、生理的にはミズゴケ類はこのような特殊環境に対して耐性を有すると考えられる。総光合成速度は、このような特殊環境においても本来の生育環境下と有意差を示す種は少なかった。暗呼吸速度に関しても有意差を示す種は少ないが、特殊環境下で暗呼吸速度が増加する傾向が認められた。暗呼吸速度の増加に伴う純光合成速度の低下が認められる場合があり、これがこのような特殊環境下での一次生産速度の低下と関連していると思われる。長期的な成長速度は、一般にこのような特殊環境下では低下するか、もしくは完全に成長が停止することが報告されているが (Haraguchi et al., 2003)、これは、特殊環境下での純光合成速度の低下とともに、短期的な生理活性では評価できない要因が存在するものと考えられる。

謝辞

本総説に示した研究の一部は、北海道大学低温科学研究所との共同研究によるものです。また、同研究所原登志彦教授には、共同研究および本稿の執筆に関して多大なる援助をいただきました。ここに感謝の意を表します。

参考文献

- 浅田太郎, 原口昭 (2006) インドネシア共和国中央カリマンタン州におけるハリミズゴケの 1 変種 *Sphagnum cuspidatum* subsp. *subrecurvum* var. *flaccidifolium* (A. Johnson) A. Eddy の新産地 藓苔類研究, **9**, 87-88.
- Clymo, R. S. and P. M. Hayward (1982) The ecology of *Sphagnum*. In: Smith, A. J. E. (ed) *Bryophyte Ecology* pp 229-289, Chapman and Hall, London, England.
- Belyea, L. R. and B. G. Warner (1996) Temporal scale and the accumulation of peat in a *Sphagnum* bog. *Can. J. Bot.*, **74**, 366-377.
- Fenner, N., N. Ostle, C. Freeman, D. Sleep and B. Reynolds (2004) Peatland carbon efflux partitioning reveals that *Sphagnum* photosynthate contributes to the DOC pool. *Plant Soil*, **259**, 345-354.
- Giller, K. E. and B. D. Wheeler (1988) Acidification and succession in a flood-plain mire in the Norfolk Broadland, U. K. *J. Ecol.*, **76**, 849-866.
- Granath, G., J. Strengbom, A. Breeuwer, M.M.P.D. Heijmans, F. Berendse and H. Rydin, (2009) Photosynthetic performance in *Sphagnum* transplanted along a latitudinal nitrogen deposition gradient. *Oecologia*, **159**, 705-715.
- Gunnarsson, U. and H. Rydin (2000) Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytol.*, **147**, 527-537.
- Haraguchi, A. (1996) Effect of pH on photosynthesis of five *Sphagnum* species in mires in Ochiishi, Northern Japan. *Wetlands* **16**, 10-14.
- Haraguchi, A., T. Hasegawa, T. Iyobe and H. Nishijima (2003) The pH dependence of photosynthesis and elongation of *Sphagnum squarrosum* and *S. girgensohnii* in the *Picea glehnii* mire forest in Cape Ochiishi, north-eastern Japan. *Aquat. Ecol.*, **37**, 101-104.
- 原口昭 (2008) 日本の湿原 (5) 霧多布湿原 海洋と生物, **30**, 547-554.
- 原口昭 (2010) ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義 光合成研究, **20**, 23-28.
- Haraguchi, A. and N. Yamada (2011) Temperature dependency of photosynthesis of *Sphagnum* spp. distributed in the warm-temperate and the cool-temperate mires of Japan. *Am. J. Plant Sci.*, **2**, 716-725.
- Harley P. C., J. D. Tenhunen, K. J. Murray and J. Beyers (1989) Irradiance and temperature effects on photosynthesis of tussock tundra *Sphagnum* mosses from the foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska. *Oecologia*, **79**, 251-259.
- Hayward, P. M. and R. S. Clymo (1983) The growth of *Sphagnum*: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *J. Ecol.*, **71**, 845-863.
- Heijmans, M.M.P.D., H. Klees, W. de Visser and F. Berendse (2002) Response of a *Sphagnum* bog plant community to elevated CO₂ and N supply. *Plant Ecol.*, **162**, 123-134.
- Iyobe, T. and A. Haraguchi (2008) Ion flux from precipita-

- tion to peat soil in spruce forest-*Sphagnum* bog communities in Ochiishi district, eastern Hokkaido, Japan. *Limnology*, **9**, 89-99.
- Maberly S. C. and D.H.N. Spence (1983) Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *J. Ecol.*, **71**, 705-724.
- Nishijima, H., T. Iyobe, F. Nishio, H. Tomizawa, M. Nakata and A. Haraguchi (2003) Site selectivity of *Picea glehnii* forest on Syunkunitai sand spit, north eastern Japan, *Wetlands*, **23**, 406-415.