

氏 名 井上 武史

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 1599 号

学位授与の日付 平成25年3月22日

学位授与の要件 複合科学研究科 極域科学専攻  
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 高緯度北極に生育する地衣類の水利用と光合成活動の解明

論文審査委員 主 査 准教授 工藤 栄  
教授 伊村 智  
准教授 内田 雅己  
研究員 大村 嘉人 国立科学博物館  
教授 丸田 恵美子 東邦大学

## 論文内容の要旨

高緯度北極に生育する地衣類の光合成活動は、雪に覆われない生育可能期間において、水制限下にあると指摘されている。しかし、野外環境下での地衣類の水利用や光合成活動は研究例が少なく、その動態はわずかな知見に基づいて推察されたものであった。本研究ではノルウェー王国スピッツベルゲン島ニーオルスンにある東ブレッガー氷河後退域(78°55'N 11°50'E)において、優占する地衣種を調査し、それらの着生基物や地衣体の内部・外部の形態で生じる水環境特性と、各地衣種の光合成活動の実態解明を目指した。

植生調査により、調査域には136種の地衣類の分布が確認され、このうち樹枝状地衣種 *Cetrariella delisei* と固着地衣種 *Ochlolechia frigida* は複数の地表面構成要素を着生基物として高頻度・被度で出現する優占地衣種となっていた。また、樹枝状地衣種 *Flavocetraria nivalis*、*Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*、*Cladonia pleurota* は、それぞれ維管束植物/リター、コケ/リター、クラスト上で高い出現率を示し、これらは各地表面構成要素上での標徴種とみなされた。複数の地表面構成要素上に高頻度で出現した2種の優占地衣種では、*C. delisei* はリター類と礫、*O. frigida* はクラスト上で特に高出現率となっており、また、各地表面構成要素上で異なる地衣種が高頻度に出現したことは、着生基物のもたらす水環境の違いや、各地衣種の水獲得や光合成をはじめとする生理特性の違いによって生じたと思われたため、これら5種を調査対象と定め研究を進めた。

調査域の無雪期間には、微量の降雨が1週間程度の間隔で生じ、大気中の湿度は降雨停止後から徐々に低下し、また、着生基物も自由可動水が数日でほとんどの失われるほどに乾燥化が進行した。地衣体の表面積/乾重が相対的に大きな4種の樹枝状地衣(*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota*) については、降雨後の夜間から早朝に湿度が飽和状態となっている大気中から水蒸気を獲得することが実験的に確認され、野外においても夜間から早朝に地衣体の含水比を高め、相対的に弱い光環境で光合成を行なっていることが確認された。また、これら樹枝状地衣4種は大気中湿度の低下に伴って地衣体から早急に水が蒸発し、日中には含水比の低下により光合成が停止していた。これに対し、調査域の地表面構成要素の中で最も湿潤環境であったクラストに広い表面積で着生していた固着地衣 *O. frigida* は、着生基物と地衣体間に生じた水ポテンシャル差に沿って水が供給されることで、含水比が光合成可能な程度に降雨後から数日間は保たれ、日中にも光合成を行っていることが明らかとなった。

本研究では次に5種の地衣体から共生藻を分離し、光・水-光合成応答性を調べることで、共生関係による乾燥環境への適応について追求した。吸水状態での地衣体の光-光合成曲線は、樹枝状地衣4種は弱光適応型、固着地衣 *O. frigida* は強光適応型の曲線がみられ、それぞれの曲線はそれらの共生藻が示すものと一致したことより、吸水状態の地衣体で実現される光-光合成応答性には共生藻の生理特性が強く表れていることが判明した。共生藻の水-光合成応答性を調べた結果、全ての共生藻は35%以下の含水比でも光合成活性を低下させない性質を示した。樹枝状地衣 *Cladonia* 属2種では、分子系統解析により同一種とみなされる共生藻が地衣体表面に配置され、光合成停止含水比は5%前後であった。これに対し、他2種の樹枝状地衣では、明瞭な上・下皮層構造に囲まれた髄層中に共生藻が配置され、それら共生藻の光合成停止含水比は *Cladonia* 属の共生藻に比べ2-5倍程度大きな値と

なっていた。固着地衣 *O. frigida* では共生藻は上皮構造によって大気側が遮断され、着生基物から水が供給される共生体下部に配置されていること、また、その共生藻の光合成停止含水比は調査した共生藻の中では最低値を記録し、乾燥に極めて強いものであった。

以上の結果より、調査対象とした優占地衣種 5 種はそれぞれの共生菌がつくる形態的特徴と着生基物によって、無雪期間の乾燥化進行時における共生藻の利用可能な水環境に差を生じさせていること、この差に応じて獲得された水によって共生藻の光合成が活性化されうること、また、いずれの共生藻も極めて低い含水比でも光合成を行なう能力を持つが、光合成停止含水比には種間差が認められること、さらに、それぞれの地衣体が水を獲得できる時の光環境で阻害を受けない光生理特性を持つことが明らかとなった。これらは共生体を構築して調査域で優占する地衣種の菌類と藻類との間に、乾燥化が進行する環境下で効率よく光合成を行うための調和的な関係が成立していることを示唆していた。

本学位論文は、高緯度極域の露岩域において主要な光合成生物群集を構築する地衣類を材料とし、光合成活動が可能である短い夏期間に生じる乾燥環境のもとで、如何に水を獲得し光合成活動を営んでいるのかという問題に、地衣類が菌と藻類の共生体であることに着目し、環境観測と野外実験及び室内での各種実験的手法を用いて解明を目指したものである。

研究を進めるにあたり申請者は、まず対象地域の地衣種の分布に関し、詳細な種同定を実施、さらに植物社会学的手法で調査域の優占地衣種を検討し、各種地表面(礫や土壌要素)によらず出現し高被度となる種、あるいは地表面の種類によって特異的に高被度・高頻度で出現していた地衣種を見出した。これらの結果の一部は同域の地衣種の新産種報告として国際誌掲載に至っていた。ついで優占種となっていた地衣種が着生していた地表面での水環境の変動性の観測を2シーズン実施し、夏期の乾燥化の実態調査を行った。気象条件としては同一エリアにあるにもかかわらず、地表面各種には含水特性や生物が吸水利用可能な可動水量に顕著な差が認められた。水ポテンシャル差を検討して地衣体-地表面間の水の移動方向を推定し、さらに実際の水の移動を実験的に求め、各種の地表に着生していた地衣体の水収支推定を行って地衣体光合成への影響を検討した。地表から地衣体への水の移動は湿潤な地表に広い面積で着生する固着性地衣種のみで顕著であり、地衣体が地表から立ちあがっている樹枝状地衣種での水の移動量はごくわずかなものであった。しかしながら後者は、地表面付近に日周期的に生じる大気水蒸気量の飽和時(降雨時や夜間から早朝)に大気と接する相対的に広い地衣体表面から吸湿でき、これによって光合成可能な含水比以上となっていることを現場観測と実験測定から実証した。この地衣体のかたちの特徴「生育形」が地表あるいは大気との水のやり取りの上で機能し、乾燥化が進行する中で異なった外圍環境から水を獲得し光合成を営んでいることを検証したことは、当該分野でのこれまで推論されていたものに実データを伴って証明したのものとして高く評価できる部分である。

地衣体のかたちは菌が構築する特徴であり、地衣体の光合成は地衣体内の共生藻が営む。申請者は作業仮説として、菌がつくる形の特徴により地衣体は外圍環境との水のやり取りを行って、それによって地衣体内に構築される水環境に応じて共生藻の光合成という生理応答が発揮されるはずである、と考えて研究をさらに深化させた。地衣体から共生藻類を分離して、藻類としての光合成応答性を実験的に調べ、地衣体構成時の応答性との比較を通じ、菌と藻類の共生による乾燥環境での光合成の実現に関して研究を進めた。5種の地衣種はそれぞれ単一の緑藻種と共生関係を結んでおり、分子遺伝学的手法により4種と推定される緑藻類を検出した。これら4種の共生藻は、いずれも含水比20-40%程度までは光合成活性を低下させることなく発揮できる、きわめて乾燥に強い性質を示していた。光-光合成応答では、固着性地衣種の共生藻は強い日射でも光合成活性が低下しない強光適応型を示したのに対し、樹枝状地衣種の共生藻では強光阻害が顕著で、光合成の最大光強度がおおむね夏期早朝の光強度付近となる弱光適応型を示していた。前者は着生する地表から水を獲得するタイプであり、地表に自由可動水が豊富に存在する限り、菌がつくる地衣体は藻類の光合成可能なレベル以上に含水比を高める事ができると考えられる。直接の降

雨や着生する地表から給水されれば、この共生藻は光環境が強いほど高い光合成を営むと推察した。一方後者の地衣体は湿潤な大気から水を獲得するタイプで、大気が湿潤となって地衣体が吸湿できるのは降雨時もしくは降雨終了後、日周期的に深夜から早朝に生じる湿度飽和状態が現れる場合となる。したがって、後者では地衣体が光合成可能なレベル以上の含水比を維持できるのは極域の夏期(白夜期)において必然的に弱い光環境となることから、樹枝状地衣体の共生藻が示した弱光適応型の光合成応答は光利用効率上、理にかなったものと考えられる。また、同じ生育形の地衣種の中には、共生藻を地衣体内部の髓層中に共生させているものと、地衣体表層に共生させているものが存在し、後者の共生藻は前者の共生藻よりも低含水比で光合成活性を失わない乾燥に強い性質が認められた。地衣種は受動的に乾燥の影響を受けてしまう変水生物ではあるが、同じ生育形をとりながら共生藻が乾燥しやすい皮相に存在する場合と地衣体内部の髓層に存在する場合で、それらの共生藻の水・光合成応答性に顕著な差が認められるということも、特筆される新知見である。

本論文は、野外調査・観測と現場実験測定、また、共生藻の分子遺伝学同定や生理学的実験などを組み合わせ、地衣体を形づくり外囲環境との間で水のやり取りを担う菌と地衣体内で光合成を担う共生藻の光合成生理応答性に見られる調和的共生関係を客観的に捉えて、極域の環境下で夏期の乾燥化の進行の中で光合成活動を営む優占地衣種の実態を追求したものとして、学位論文として価値あるものと判定した。

本論文を構成する各部に関しては、英文誌に1篇の主著者論文を掲載できており、また、野外調査研究を実施した主要な部分である野外環境下での優占地衣種の光合成応答に関する研究報告に関しても英文誌に投稿し、現在、レビューアーからの指示に従った修正中であることから、近日中に掲載されることが期待される。7年間の大学院在学中の口頭・ポスター講演数は14件(うち3件の国外でのシンポジウム等での発表を含む)と平均年に2回ほどの発表をこなしてきていることから、これらからも研究者として自身の研究成果を積極的に公表していく姿勢が認められる。