

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

Morphological and symbiotic effects on water availability  
and photosynthesis of lichens during snow-free seasons in  
the High Arctic glacier foreland

井上 武史

博士（理学）

総合研究大学院大学  
複合科学研究科 極域科学専攻

平成 24 年度  
(2012)



## 目次

略語 .....	5
要旨 .....	6
第1章 研究背景と目的 .....	8
1-1 研究背景 .....	8
1-2 研究目的 .....	11
第2章 高緯度北極氷河後退域の地衣類植生と水環境の特徴 .....	13
2-1 背景と目的 .....	13
2-2(1) 地衣類の詳細な種組成と分布、着生基物および生育形の特徴 ..	16
2-2(1)-1 方法 .....	16
2-2(1)-1-1 調査域と地衣類試料 .....	16
2-2(1)-1-2 地衣類の種同定 .....	16
2-2(1)-1-3 植生調査と植物社会学的解析 .....	17
2-2(1)-2 結果 .....	18
2-2(1)-2-1 東ブレッガー氷河後退域に生育する地衣類の種組成とその特徴 .....	18
2-2(1)-2-2 調査対象地表面構成要素および地衣種の決定 .....	18
2-2(2) 地表面構成要素がつくる水環境の特徴 .....	20
2-2(2)-1 方法 .....	20
2-2(2)-1-1 地表面構成要素の最大容水量、固相密度と含水比-水ポテンシャル曲線の測定	

と解析	2 0
2-2-(2)-1-2 地衣類生育環境下での地表面構成要素の水分状態と大気・地下部との水収支の測定	2 2
2-2-(2)-1-3 統計処理	2 3
2-2-(2)-2 結果	2 4
2-2-(2)-2-1 地表面構成要素ごとの水保持に関する物理的性質	2 4
2-2-(2)-2-2 地衣類生育環境下で地表面構成要素がつくる水環境	2 4
2-2-(3) 地衣体の形態的特徴による水の獲得・放出特性	2 7
2-2-(3)-1 方法	2 7
2-2-(3)-1-1 地衣体の形態的特徴と大気・基物との接触面積の測定	2 7
2-2-(3)-1-2 吸水・乾燥に伴う地衣体含水比の時間変化と含水比-水ポテンシャル曲線の測定と解析	2 7
2-2-(3)-1-3 統計処理	2 9
2-2-(3)-2 結果	3 0
2-2-(3)-2-1 生育形ごとの外部形態の特徴	3 0
2-2-(3)-2-2 吸湿、乾燥速度と水保持に関する地衣体の物理的性質の特徴	3 0
2-3 考察	3 2
第3章 野外環境下での着生基物の水環境、優占地衣種の水利用と光合成活動の特徴	3 8
3-1 背景と目的	3 8
3-2 方法	4 0
3-2-1 調査域と試料の採取	4 0
3-2-2 地衣類の生育地の光、湿度、温度および降水量の測定	4 0
3-2-3 地衣体と基物の含水比の測定と基物の体積含水率の推定	4 0



3-2-4 地衣体と基物の水ポテンシャルの推定	4 1
3-2-5 地衣類の光合成測定	4 1
3-2-6 地衣体と大気・基物間との水収支の測定	4 2
3-2-7 統計処理	4 3
3-3 結果	4 4
3-3-1 環境条件と地衣体と基物の水分状態の変動	4 4
3-3-2 PAR-ETR 応答の隔日変化	4 5
3-3-3 野外環境下での光合成電子伝達速度の隔日変化	4 5
3-3-4 乾燥時の PAR-ETR 応答の日内変化	4 6
3-3-5 乾燥時の地衣類の光合成電子伝達速度の日内変化	4 6
3-3-6 生育形ごとの水利用の推定	4 6
3-4 考察	4 8
第4章 共生藻の光合成の特徴と地衣化の影響	5 4
4-1 背景と目的	5 4
4-2 方法	5 6
4-2-1 試料の採取と保管	5 6
4-2-2 共生藻種の検討と顕微鏡観察	5 6
4-2-3 地衣体からの共生藻の分離	5 7
4-2-4 光-光合成曲線の測定と解析	5 8
4-2-5 含水比-光合成曲線の測定と解析	5 9
4-2-6 湿度変化に対する光合成応答の測定	6 0
4-2-7 統計処理	6 0
4-3 結果	6 1
4-3-1 5種の地衣類の共生藻と地衣体内の構造的特徴	6 1
4-3-2 地衣体および共生藻の光-光合成応答の特徴	6 2
4-3-3 地衣体および共生藻の水-光合成応答の特徴	6 2

(1) 含水比-光合成曲線の解析 .....	6 2
(2) 湿度変化に対する応答 .....	6 3
4-4 考察 .....	6 5
第5章 総括 .....	7 2
5-1 高緯度北極氷河後退域の地衣類植生 .....	7 2
5-2 地衣類の生育環境および水利用の特徴 .....	7 4
5-3 氷河後退域に優占していた地衣種の光合成活動の特徴 .....	7 6
5-4 共生藻の光合成応答からみた共生関係によって実現される優占地衣種の光合成 .....	7 7
5-5 総合考察 .....	7 9
謝辞 .....	8 2
引用文献 .....	8 3
表の部 .....	9 9
第2章の表 .....	1 0 0
第3章の表 .....	1 0 8
第4章の表 .....	1 0 9
図の部 .....	1 1 3
第1章の図 .....	1 1 4
第2章の図 .....	1 1 8
第3章の図 .....	1 3 4
第4章の図 .....	1 4 3
第5章の図 .....	1 5 3

## 略語

<i>Cov</i>	Coverage、被度
DNA	Deoxyribo Nucleic Acid、デオキシリボ核酸
<i>DW</i>	Dry Weight、乾燥重量
e.g.	例
$E_k$	飽和光強度
<i>ETR</i>	Electron Transport Rate、電子伝達速度
<i>F</i>	Frequency、常在度(出現率)
<i>FW</i>	Fresh weight、新鮮重
<i>FMW</i>	Free-Moving water、自由可動水
PAM	Pulse-Amplitude Modulation chlorophyll fluorometer、パルス強度変調クロロフィル蛍光測定装置
PAR	Photosynthetically Active Radiation、光合成有効放射(量)
PSII	Photosystem II、光化学系 II
<i>Q</i>	Quadrat、調査区
RH	Relative Humidity、相対湿度
RNA	Ribo Nucleic Acid、リボ核酸
rRNA	Ribosome RNA、リボソーム RNA
<i>SPD</i>	固層密度
<i>TA</i>	接触面積
<i>VPD</i>	Water Vapor pressure saturation Deficit、水蒸気飽差
$VP_{sat}$	Saturated water Vapor Pressure、飽和水蒸気圧
<i>VWC</i>	Volumetric Water Content、体積含水率
<i>WB</i>	Water Balance、水収支
<i>WC</i>	Water Content、含水率
<i>WHC</i>	Water Holding Capacity、最大容水量
<i>WP</i>	Water Potential、水ポテンシャル

## 要旨

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

Morphological and symbiotic effects on water availability and photosynthesis of lichens during snow-free seasons in the High Arctic glacier foreland

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 *Ochrolechia 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髓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利用可能な水環境に差を生じさせ、この水環境の差に応じて地衣体が獲得し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、それぞれの共生藻は低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、地衣体が水を獲得できる時の光環境で阻害を受けずに光合成を行う生理特性を持っていることが本研究から明らかとなった。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。

## 第1章 研究背景と目的

### 1-1 研究背景

極域の陸上環境は、低温、凍結、乾燥、強光といった多様な環境ストレスが存在し、光合成生物の生活にとって極めて過酷な環境が支配している(Kappen 1973, Longton 1988)。これら環境ストレス中でもとりわけ、活動可能な期間に利用できる水の少ないことが、近年注目されている(Kappen 1973, Longon 1988, Uchida et al. 2006)。一般的に極域は、温帯域に比べて年平均降水量は少なく、かつ、そのほとんどが冬期に雪として供給される。高緯度地域は極域内の低緯度域と比較するとさらに降水量が少なくなる。それに加えて、積雪に地表面を覆われる期間が長くなる(Longton 1988)。したがって、光合成生物の活動することができる夏期の無雪期間は、高緯度地域ほど短くなるため、この無雪期間にいかにか水を獲得し、自身の生命活動を行なうための光合成生産を行うのかが、極域環境下に生育する光合成生物にとって重要な問題となるからである(Fig. 1-1)。

そのような過酷な極域環境下においてもなお、地衣類は高い種多様性と生育面積を示すことが知られている。地衣類とは、菌類(共生菌)が緑藻やラン藻(シアノバクテリア)などの光合成生物(共生藻)との間で、地衣体とよばれる共生体をつくって、独立栄養的な共生関係を維持しながら生活している生物を指す。6億年前に形成された化石から地衣類と思われる共生生物が見出されたことから、地球上の生物でいち早く水域から乾燥した陸上に進出できたと指摘されている生物群でもある(Pennisi 2001, Yuan et al. 2005)。地衣体内の共生関係は、共生藻が光合成活動を担って糖類(緑藻はポリオール、ラン藻はグルコース)を生成し、その一部が共生菌に供給される一方で、共生菌は地衣体という共生藻の住処を提供し、水や無機物を共生藻に渡すことで、共生藻の光合成活動を補助するという栄養獲得法で営まれていると考えられ(Fig. 1-1(a-c))、この菌類と藻類がつくる安定した共生関係は「小さな生態系」と表現されることもある(Farrar 1976, Seaward 1988)。単独で生育するほとんどの藻類は、水中もしくは湿潤な環境に限定されるのに対し、地衣化した藻類は乾燥した環境でも生育でき、また、菌類は岩石上などの有機物のほとんどない裸地にも生活できる実態は、菌類や藻類が相利共生関係を築いて、単独では生育困難な環境での生存を可能にしていると捉えられている(Nash 2008)。

高緯度北極において、地衣類は定常的に湿潤な環境を除き、様々なリター(植物遺骸)や腐植土等の土壌をはじめ、岩石や礫の上、Biological soil crust(ラン藻、緑藻、コケ植物などが混在する塊)の中と、多様な環境下で豊富な種多様性とバイオマスをもち、主要な生態系構成要素となっている(Longton 1988)。また、南極圏においても大陸沿岸の露岩域のみならず、南緯 86 度付近のヌナタークでも生育が確認されており、地球上で最も高緯度地域に生育できる光合成生物群集と考えられている(Claridge et al. 1971)。これら極域環境下に生育する地衣類は、過酷な環境ストレスに対し耐性をもつことが考えられ、近年では共生関係で獲得・発現されると考えられるこれらストレスに対する耐性や回避が注目され、室内実験や野外研究により指摘されてきた。たとえば、地衣体の構造と含有成分に由来した速乾性による凍結耐性および共生藻の凍結回避(Kappen 1993)、菌体が産生する物質を介しての共生藻の乾燥耐性(Kranner and Birtić 2005, Kranner et al. 2003, 2008)、菌体がつくる共生体構造や地衣酸による強光や紫外線遮断効果による共生藻の強光環境回避(Ertl 1951, Solhaug et al. 2003, Bjerke et al. 2005)などがその例である。

これに対し、極域環境下での地衣類の光合成活動の実態は、不明な部分が多い。地衣類は高等植物のように体内の水分を能動的に調節する根や葉のような器官や貯水する器官を持たず、コケ植物と同じく、体内の水分状態を外圍環境に応じて受動的に変える変水生物である(Walter 1973, Lange 2003)。したがって、地衣類の代謝や光合成活動は、地衣体を外圍する環境の水条件に強く制限されるため、利用できる水が少ない極域環境下での生育には不利とも思われるが、実際には高い種多様性と生育面積を示していることから、極域環境下での地衣類の水利用の解明は、地衣類の生存や分布、群落の発達を論じるうえで極めて重要と考えられてきた(Kappen 1973, Longton 1988, Green and Lange 1994, Nash 2008)。このような背景から、極域に生育する地衣類の生理生態について研究が展開され、その分布は着生する基物や地形の違いに起因する水環境の影響を強く受けることや(Kappen 1973, van der Wal et al. 2001, Cannone et al. 2004, Holt et al. 2007, Vittoz et al. 2010)、光合成生産のモデルにより、無雪期間の光合成生産の大部分が降水時に生じるとの予測など (Uchida et al. 2006)、水の供給や獲得に関する研究がなされ始めている。しかしながら、地衣類の野外環境下での光合成活動は、地衣体が小型でその代謝活性は低いという測定の困難さから、20 世紀後半までガス交換や  $C^{14}$  ラジオアイソトープを用いた手法で大型の地衣種を対象

とした、ごく少数の研究例があったのみであった。近年、クロロフィル蛍光測定器を用いた光合成の光化学反応測定法が確立されたことにより、極域の地衣類においても、野外環境下での光合成活動の実態が報告され始めてきている。その特徴として、雨など液体の状態の水が供給された場合には数分のオーダーで急速に光合成活性を回復させること(Schroeter et al. 1992, Kappen et al. 1996, 1998, Kappen and Schroeter 1997, Barták et al. 2005)、さらには緑藻を共生藻とする地衣類では、湿度が高まる早朝時に光合成生産を最も高める(Lange, 2003, Reiter et al. 2008)ことなど、外圍環境の変動に対し、短時間で機敏に光合成活動を変動させる実態が見出されてきた。しかし一方で、地衣類の分布との関係が古くから指摘されている、生育場所の水環境の変動特性や着生基物に応じた水環境の差異が、地衣類の光合成活動に与える影響には不明な点が数多く残されている。

極域に生育するものに限らず、地衣類は多くの場合、着生する基物に偏り(基物特異性)が見られる。基物特異性は地衣種ごとの生理的な耐性と要求が反映された結果であり、地衣類の分布と強く関係している要因の一つである(Brodo 1973)。Harris(1971)は、基物に含まれる水を利用して、着生する地衣類が光合成活動を行うことを実験的に示しているが、以降この基物中の水分が光合成活動に与える影響を自然環境のもとで検証した研究はない。着生基物の種類によって保水性や水収支に相違があれば、他が同一の外圍環境であっても、変水生物である地衣類の光合成活動は着生基物がつくり出す水環境の差に応じたものになるはずである。

地衣類は地衣体の外部形態により大きく3の生育形(樹枝状地衣、固着地衣、葉状地衣)に分けられ(Hale 1981, 1983, Figs. 1-3)、さらに詳細な形態的特徴が種ごとに区別されている。これら生育形や外部形態の違いは、大気と地衣体の接触面積の差を生じさせることから、大気と地衣体間の水収支に差を生じさせていることが実験的に示唆されている(Larson and Kershaw 1976, Larson 1981, Sancho and Kappen 1989, Schipperges 1992)。さらに生育形の違いは、基物との接着度合いの過多を生じさせることから、基物からの水の獲得にも差異をもたらすと考えられている(Smith 1982, Nash 2008, Spribille 2008, Rodnikova 2012)。これら外部形態的差異に加え、共生菌が構築する地衣体の内部構造や、地衣体内での共生藻の位置的な違いもまた、共生藻を取り囲む地衣体内部の水分環境にも大きく影響するであろうと予想される(Nash 2008, Honegger 2009)。これら外部形態や内部構造的特徴に起因した水環境の違いは、いずれも地衣類の光合成活動



に強く影響すると考えられるが、その影響の有無や程度については、不明な部分が数多く、Larson and Kershaw (1976)、Larson (1981)、Sancho and Kappen (1989)などのわずかな実証例を基にした推察に留まっている部分が多い。

本研究では、極域環境下での地衣類の光合成活動の実態の解明を目指すにあたり、地衣種ごとの生育場所の水環境、地衣体自体の外圍環境との接し方および地衣体内部において共生藻に提供されている環境ごとに、地衣類の水利用および活動の様式は異なっているであろうという作業仮説のもと、地衣体が着生する基物の水分保持に対する特性、地衣体の外部形態的特徴に基づいた外圍環境との水のやり取り、および地衣体内の共生関係による光合成活動への影響に着目した。

## 1-2 研究目的

本研究では、高緯度北極の氷河後退域に分布している地衣類を対象として、まず、調査域での地衣類の出現種を調べ、種ごとの地表面での被度と存在する基物ごとの出現率に基づき調査域での優占地衣種の検出を行なった。これら優占種は、非優占種に比べ存在量が多いことより、頻繁なサンプリングを伴うような実験研究を容易に行なうことができる利点をもつ。したがって、極域環境下での地衣種ごとの水利用と光合成活動の実態の解明を目指す本研究の目的上、材料として適すると考えた。異なる着生基物、生育形を持つ数種の優占地衣類を材料とし、以下のアプローチにより、野外環境下で実現されている光合成活動の実態解明を目指した。

- 1) 着生基物ごとの水環境変動特性およびその他光合成活動に関係する環境条件の変動と、地衣種ごとの水利用と光合成活動の特徴を野外調査および室内実験により捉える。
- 2) 地衣体より共生藻を分離し、共生藻類の光合成の環境応答性と、地衣体との光合成応答性の差を検出し、共生関係が共生藻の光合成活動へ与える影響を捉える。

本研究論文は、第2章で調査地の地衣類植生を解析し、調査対象種を決定するとともに、各地衣種が着生していた地表面構成要素（着生基物）の水環境の

特徴と地衣体の生育形に起因する水の獲得・放出などの特性を調べた。次に第 3 章で、野外環境下での水環境の変動を観測しながら、調査対象種の光合成に着目し水および光環境の変化に対する応答を調査し、着生基物および生育形の違いと光合成応答の特徴をまとめた。第 4 章では、地衣体から共生藻を分離し、その光・水条件の変化に対する光合成応答を調べ、地衣体での光合成応答との比較を通じ、共生関係による共生藻の光合成活動への影響を検討した。最後に、第 5 章では各章の研究結果をもとに、地衣類の着生する基物、生育形および地衣体内の共生関係により構築されている環境が、野外環境下での地衣類の光合成活動に作用しているかをまとめ、極域環境下で生育を果たしている地衣類の無雪期間での水利用と光合成活動を論じた(Fig. 1-4)。

## 第2章 高緯度北極氷河後退域の地衣類植生と水環境の特徴

### 2-1 背景と目的

高緯度北極に位置するスバル諸島スピッツベルゲン島は気候帯区分では Cool-Arctic に区分されている(Bliss 1979, Aleksandrova 1980, Longton 1988)。スピッツベルゲン島は陸上の約 60%は氷河に覆われており、氷河のない沿岸部に存在する植生は、矮小化した低木が優占するツンドラ、隠花植物とイネ科植物の優占する荒地および湿地帯の 3 つの植生に区分されている(Walker et al. 2005)。この島の北西部に位置するブレッガー半島の植生は、植物社会学的な観点により 20 の区分が設けられ(Brattbakk 1986)、それ以降、植生ごとの詳細な種組成やその環境中での成立要因について活発な議論がなされてきた(e.g. Elvebakk 1994, Hodgkinson et al. 2003, Cannone et al. 2004, Beck et al. 2005)。この半島に位置する東ブレッガー氷河後退域においては 1994 年から日本人研究者が中心となった植生調査も行われており、その成果は現在までに維管束植物とコケ植物の詳細な種組成と分布に関するデータベース化がなされて公開されている(Database of Polar Biodiversity: <http://antmoss.nipr.ac.jp/shusi/index.html>)。また、微環境中での維管束植物とコケ植物の分布パターンに影響する要因に関しては、表層部の礫のサイズと種組成が関係することや(Okitsu et al. 1998)、現場で調査された水条件や礫被度など地形に起因した微環境条件の違いと関係するなども報告されている(Ohtsuka et al. 2006)。しかしながら、この地域の地衣類植生については、1994 年に神田らにより植生の発達した海に近い内陸部の一帯において分布調査と試料採集がなされたものの、種同定の困難さから解析が進んでいなかった。

地衣類の植生は、マクロな環境、たとえば高山帯や北極一帯といった比較的広範囲を扱った研究では、地形と標高が種組成と関係する(Virtanen et al. 1997, Bruun et al. 2006)、大きな地形差がもたらす日射量および紫外線の強度の違いと種組成が関係する(Hauck et al. 2007)、あるいは山火事などの偶発的な攪乱や動物による捕食の影響などローカルに生じる要因を強く受ける(Holt et al. 2006)ことが示されてきた。また、スバル諸島全域での地衣類植生は van der Wal et al. (2001)により、固着地衣は緯度、葉状地衣は生育地のコケ植物の密度、樹枝状地衣はトナカイによる捕食と関係し、それらの種組成や被度が変化することが指

摘されている。これらに対し、1つの氷河後退域のような比較的狭いエリアでの地衣類植生には、地表面構成要素の物理的・化学的性質に対し、それぞれの地衣種が示す生理的な耐性と要求が反映された結果である「基物特異性」が強く表れるため、地衣類が基物として着生する地表面構成要素の分布に従ったものになるであろうとの推察もある(Brodo 1973)。北極域での調査では、大型地衣類によって構成される植生のパターンは、地衣種ごとに基物として利用できる地表面構成要素の種類が異なることより、岩など各地衣種が基物として利用できる地表面構成要素の分布に従って形成されることが報告されている(Derr et al. 2007, Holt et al. 2007)。また、高緯度北極と同様に地衣類が優占することで知られる南極大陸においても、葉状地衣と樹枝状地衣について、出現する地衣種とその生育面積は周氷河作用の影響により作られる地表面構成要素の分布に強く影響を受けることが指摘されている(Cannone and Seppelt 2008, Cannone and Guglielmin 2010)。

Kappen (1973), Smith (1993), Wynn-Williams (1993)によると、極域では、生育場所の水環境が地衣類の生理応答に強く影響するため、地衣種ごとの分布は着生する基物がつくりだす水環境に応じたものになる可能性を考察している。本研究の調査域近くであるブレッガー半島の沿岸部で行われた調査でも、地表面構成要素ごとがつくる異なる水環境に対応して出現する地衣種が異なることや、出現種数が比較的乾燥した環境下で多くなる事が示されている(Cannone et al. 2004)。また、Smith(1982)は分布生態的知見に基づき、地衣類の生育形が微環境中での水の獲得と深く関わることを指摘した。これらの指摘に基づいて地衣類の生育形ごとの分布と生育場所の水環境との関係の研究もなされており、地衣類が大気や着生する基物を介して獲得できる水は、生育形ごとに差が生じ、これが微環境中での地衣類の分布に影響している可能性が複数指摘されてきている(Bergamini 2005, Spribille et al. 2008, Vittoz et al. 2010, Rodnikova 2012)。これらの先行研究に基づくと、調査域である東ブレッガー氷河後退域における地衣類植生の分布パターンや成立にも、地表面構成要素の分布・組成とそれらの水環境の違い、地衣種の生育形の違いに起因した水環境の影響の違いが深く関わっていることが予想される。

以上の背景より、本章では調査域において、これまでの植生調査で採集され、保管されていた地衣類試料を用いた種組成解析を行なうとともに、必要な現地調査・室内実験を追加して行い、(1)調査域での地衣類の詳細な種組成を調べ、

その分布に関し地衣種ごとの被度(生育面積)と地表面構成要素上での出現率の観点から調査域での優占種を見出す。(2)調査域で地衣類が着生基物として利用する地表面構成要素がつくる水環境の特徴を評価する。(3)調査域で優占する地衣類の地衣体の形態的特徴に基づく水条件の特徴を生育形に注目して評価する。以上の項目により調査域の地衣類植生と優占する地衣類が生育する水環境の特徴を調査してまとめ、さらに優占していた地衣類の形態的特徴に起因する水利用の特性について考察した。

## 2-2-(1) 地衣類の詳細な種組成と分布、着生基物および生育形の特徴

### 2-2-(1)-1 方法

#### 2-2-(1)-1-1 調査域と地衣類試料

調査域はノルウェー王国スバルバル諸島スピッツベルゲン島ニーオルスン、東ブレッガー氷河後退域(78°55'N 11°50'E, Fig. 2-1)とした。2001-2008年のこの地域の年平均気温は-4.2°C、年平均降水量は433 mmと報告されている(Uchida et al. 2010)。地衣類試料は、調査域において1994年7月(調査面積: 約1700 × 2000 m)に採取され国立極地研究所乾燥標本保管庫に保存されていた300点以上の試料と、2007-2010年(約450 × 300 m)に自身で採集した50点程度の試料を用いた。また、2008年以降に実施した自身の調査では、詳細な同定が必要である種については個別に採取して試料に加え、全試料の種同定を行った。

#### 2-2-(1)-1-2 地衣類の種同定

試料の外部形態を実体顕微鏡(Nikon SMZ1500, Nikon Co., Tokyo, Japan)、さらに詳細な形態を生物顕微鏡(Nikon Eclipse E400, Nikon Co.)を用いて観察した。また、必要に応じてAsahina, (1936), White and James (1985), Brodo et al. (2001)を参考に、薄層クロマトグラフィー法、呈色反応、254nmと365nmの紫外線の照射(UVGL-58, UVP Inc., San Gabriel, CA)により、地衣体に含まれる地衣類特有の成分(地衣成分)の有無を調査した。地衣類の種同定は、調査域周辺で既に報告がなされている種との比較を行なうことで、より効率的に作業を進められるため、スバルバル諸島で報告された地衣類のリスト(Elvebakk and Hertel 1996)とインターネット上で公開されているデータベース(Svalbard Lichen Database [http://nhm2.uio.no/botanisk/nxd/sval\\_L/sld\\_e.htm](http://nhm2.uio.no/botanisk/nxd/sval_L/sld_e.htm))を利用して既知種を検索した。得られた各試料の形態および地衣成分の情報と既知種情報を、図鑑や論文にまとめられた地衣種ごとの形態・地衣成分の記載(Inoue 1982, Thomson 1984; 1997, Purvis et al. 1992, Brodo et al. 2001, Øvstedal and Smith 2001, Smith et al. 2009)、および秋田大学に保管されていた地衣類標本(地衣類のタイプまたはそれに準ずる標本との比較により同定されたもの)との比較・検討を行い、種同定した。

### 2-2-(1)-1-3 植生調査と植物社会学的解析

1994 年と 2008-2010 年の調査は、Bran-Blanquet 法(Bran-Blanquet 1964)を参考にし、Fig. 2-1 の調査区域内において、植生調査を行なった。1994 年の調査では 25 m もしくは 50 m のラインを調査域に引き、5 m 間隔で 30 cm×30 cm のコドラートを設置して調査が行われ(合計 490 コドラート)、コドラート内の地衣類の被度(%)が記録され、それらの一部が試料として採取され保管されていた。2008-2010 年に実施した調査では、Fig. 2-1 の破線で囲んだ区域内において、観察により地衣類が基物として着生している地表面構成要素を調べ、1994 年と同じサイズのコドラートを無作為に区域内に設置し(合計 10 コドラート)、地衣種ごとに着生していた地表面構成要素の材質(着生基物)を記録した。

全調査コドラートで記録された地衣種ごとの被度の和(総被度,  $Cov_i$ )、出現したコドラート数( $Q_n$ )と調査した総コドラート数( $Q_t$ )をもとに、地衣種ごとの平均被度( $Cov$ )と各材質の地表面構成要素上の常在度(出現率,  $F$ )を、Bran-Blanquet (1964)を参考に、下記の式で計算した。

$$Cov = Cov_i / Q_t \quad (1)$$

$$F = Q_n / Q_t \quad (2)$$

計算された各地衣種の  $Cov$  を、3 つの生育形(樹枝状地衣、固着地衣、葉状地衣)ごとにまとめた。各種の  $F$  は、Bran-Blanquet (1964)を参考に等級化(V: >80%, IV: 60-80%, III: 40-60%, II: 20-40%, I: 20-10%, + : 10-5%)し、着生する基物ごとに整理して常在度表を作成した。

## 2-2-(1)-2 結果

### 2-2-(1)-2-1 東ブレッガー氷河後退域に生育する地衣類の種組成とその特徴

1994年に採取された全試料より46属82種の地衣類が同定された(Table 2-1)。さらに、2007年に採取された試料は、1994年には調査対象とされなかった巨礫(直径約25 cm以上の礫)上の着生地衣類に関するものであり、この試料についても種同定を行なった結果、31属68種の地衣類が同定された(Table 2-2)。調査域における巨礫に関する被度の記録はないが、現場での観察により、調査域で地衣類が基物として利用する他の地表面構成要素である小礫、リター(植物遺骸)、クラスト(Biological soil crust: コケ植物、維管束植物、地衣類および自生するラン藻、緑藻等が混在して形成される土壤微生物コロニー)に比べ、その存在割合は小さいものであった。よって2回の植生調査により、この調査域で生育が確認できた地衣種は合計58属136種となった。生育形ごとの種数は、1994年の試料からは、樹枝状地衣が24種、固着地衣が48種、葉状地衣が10種だった。また巨礫上の地衣類を対象とした2007年の試料からは固着地衣63種、葉状地衣5種が同定された。1994年2007年ともに固着地衣が種数としては最も多かった。

全調査コードラット中での3つの生育形(樹枝状、固着、葉状)ごとの平均被度は、樹枝状地衣が10%程度と最も大きく、次いで固着地衣が7%程度、葉状地衣は1%以下であった(Fig. 2-2)。このうち、樹枝状地衣・固着地衣の平均生育被度の半分以上は、それぞれ1種の地衣類(*Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.) Kärnef. & Thell comb. nov. と *Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge)が占めていた。

### 2-2-(1)-2-2 調査対象地表面構成要素および地衣種の決定

調査地での観察により、地衣類の着生が確認された地表面構成要素は維管束植物とコケ植物がそれらの遺骸と混在しているもの(それぞれ、維管束/リター、コケ/リター)、維管束植物・コケ植物・地衣類の遺骸が混じり合った上記分類には該当しないリター(混合物リター)、クラスト、礫の5種類であった。これら5種類の地表面構成要素上に着生していた地衣類の出現率を調べるとともに、後述する水環境の調査対象とした (Fig. 2-3)。

5種類の地表面構成要素上では、*Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnef. & Thell comb. nov., *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss, *Cladonia pleurota* (Flörke) Schaer. および *Stereocaulon* spp. が、それぞれ維管束植物/リター、コケ/リター、クラス



ト、礫上で、高い出現率を示した(Table 2-3)。これに対し *C. delisei* と *O. frigida* の2種は、調査した5種すべての地表面構成要素上で40%以上の出現率を示した(Table 2-3)。しかし、最も出現率の高い地表面構成要素はそれぞれで異なっており、*C. delisei* は3種類のリターと礫、*O. frigida* はクラストで、それぞれ80%以上の出現率となっていた。被度・出現率から *Stereocaulon* spp. は外部形態のみでは同定しにくい複数の同属の数種から構成されていたこと、他5種に比べると高出現率にはならず、また、被度としても小さいものであった。これに加え、*Stereocaulon* spp. が主に着生していたのは直径約25cm以上の巨礫であり、これは他の地表面構成要素と比べて分布被度が小さいものであった。これらに加え、後に行なう野外での水分状態の変動をとらえるにあたり、巨礫上の水分状態の測定に適切な方法が見出せなかったこともあり、*Stereocaulon* spp. を本研究の調査対象から外し、これを除いた単種での出現率と被度が大きな5種の地衣類に関して調査を進めた。

## 2-2-(2) 地表面構成要素がつくる水環境の特徴

### 2-2-(2)-1 方法

#### 2-2-(2)-1-1 地表面構成要素の最大含水量、固相密度と含水比-水ポテンシャル曲線の測定と解析

調査対象と定めた地衣類が着生していた5種類の材質の地表面構成要素(維管束植物/リター、コケ/リター、混合物リター、クラスト、礫; Fig. 2-3)の水保持に関する物理的性質を比較するため、1種類の材質について3サンプルずつ最大含水量( $WHC$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )、固相密度( $SPD$ ;  $\text{g}/\text{cm}^3$ )および3サンプルの測定値を合わせた水ポテンシャル( $WP$ ;  $\text{MPa}$ )-含水比( $WC$ ; %)曲線を測定した。

$WHC$  と  $SPD$  は、土壤環境分析法編集委員会 (1997)に記載された手法を参考に測定した。地表面から深さ1 cmを円筒管{底部面積:  $(1.8)^2\pi \text{ cm}^2$ }で採取して試料{ $(1.8)^2\pi \text{ cm}^3$ }とし、ろ紙で塞いだ底部から24時間吸水させ毛管飽和させた重量( $SW$ ;  $\text{g}$ )を測定したのち、円筒管ごと炉に移し、重量が一定の値になるまで乾燥させ( $80^\circ\text{C}$ , 12–98時間)、乾燥重量( $DW_{total}$ ;  $\text{g}$ )と試料のみの乾燥重量( $DW_{sub}$ ;  $\text{g}$ )を測定し、各地表面構成要素の  $WHC$  と  $SPD$  を、下記の式で求めた。

$$WHC = (SW - DW) / \left\{ (1.8)^2 \pi \right\} \quad (3)$$

$$SPD = DW_{sub} / \left\{ (1.8)^2 \pi \right\} \quad (4)$$

$WP$  は、実験室内( $24^\circ\text{C}$ )で Dew-point potential meter (WP4, Decagon Devices, Pullman, WA, USA)を用いて測定した。測定器に試料を入れた後、continuous modeで30–60分間連続して測定し、測定値が安定したところで値を記録した。採取した試料は、はじめに12時間吸水させ、 $WP$ 測定後に重量( $FW$ ;  $\text{g}$ )を記録した。その後、サンプルを徐々に乾かしていきながら同様に  $WP$  と  $FW$  を記録していった。最後に、サンプルを重量が一定の値になるまで炉乾させ( $80^\circ\text{C}$ , 12–98時間)、乾燥重量( $DW$ ;  $\text{g}$ )を測定した。それぞれの  $WP$  測定時で各試料の  $WC$  を下記の式で求めた。

$$WC = (FW - DW) / DW \times 100 \quad (5)$$

$WC$  に対する  $WP$  の変化は飽和型の曲線を描く。測定で得られた  $WC$ - $WP$  の関係を Thornley (1976) で用いられた飽和型の曲線を回帰する式を参考に、KaleidaGraph (ver. 3.6 for Mac, Synergy Software, Reading, PA) 上で、下記の式に回帰させた。

$$WP_{(WC)} = \frac{\alpha WC + WP_{max} - \{(\alpha WC + WP_{max})^2 - 4\theta\alpha WC WP_{max}\}}{2\theta} \quad (6)$$

$WP_{(WC)}$  はある  $WC$  の時の  $WP$ 、 $\alpha$  は  $WC$ - $WP$  曲線の初期傾斜、 $WP_{max}$  は  $WP$  の漸近値、 $\theta$  は定数(0.8)を示す。

$WC$ - $WP$  曲線は  $WC$  の低下に伴い、変曲点を境に  $WP$  が急速に低下する。この点は固相内に空気が侵入し始め、物質中に含まれる水が間隙から失われる領域(毛管領域)から、物質表面に強く吸着した結合水だけが残る領域(吸着領域)にシフトすることを意味する(Jury and Horton 2004, Birle et al. 2008)。水ポテンシャルは低いほど物質中の水が移動に要するエネルギーは大きくなるため、式(6)で得られた  $WC$ - $WP$  曲線の変曲点となる  $WC$  を求めた(Fig. 2-4a)。この変曲点を求めるために、(6)式で得られた各地表面構成要素の回帰式より、 $WC$  0-150%間において 5%ごとの傾き( $WP_{(s)}$ )を求め、その累乗近似を下記の式で求めた。

$$WC_2 = WC_1 + 5 \quad (7)$$

$$WP_{(s)} = (WP_{(WC_2)} - WP_{(WC_1)}) / (WC_2 - WC_1) \quad (8)$$

$$WP_{(s)} = d \times WC^e \quad (9)$$

$WP_{(WC_1)}$  と  $WP_{(WC_2)}$  は(6)式で計算した  $WC_1$  と  $WC_2$  のときの  $WP$ 、 $d$  は累乗関数の係数、 $e$  は乗数を示す。

指数曲線では、傾きが 1 になる点を変曲点と定義できるので、(9)式の  $WP_{(s)}$  に 1 を代入することで、変曲点の  $WC$  を(10)式で算出した(Fig. 2-4b)。

$$WC_{(WP)} = (1/d)^{(1/e)} \quad (10)$$

## 2-2-(2)-1-2 地衣類生育環境下での地表面構成要素の水分状態と大気・地下部との水収支の測定

野外条件下での地表面構成要素の体積含水率( $VWC$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )と、地表面と大気・地下部(地表面 1 cm 以下)間との水収支を測定するため、2010 年 7 月 15-21 日の 2 日おきに、3 種類の地表面構成要素(コケ／リター、クラスト、礫)の地表面から 1 cm を円筒管{底部面積:  $(1.8)^2\pi \text{ cm}^2$ }を用いて、各種 5 サンプルずつを試料 $\{(1.8)^2\pi \text{ cm}^3\}$ として採取した。各試料は重量( $FW_1$ ; g)を測定後、円筒管と同じサイズのプラスチック製容器に移し、採取場所に地下部との水の移動を断った状態で戻した(Fig. 2-5a)。2 日後、各試料を回収するとともに、同じ場所で新しい試料を採取し、これらの重量( $FW_{rep}$ ,  $FW_2$ ; g)を測定した(Fig. 2-5b)。それぞれの試料を、重量が一定の値になるまで炉乾させ( $80^\circ\text{C}$ , 12–98 時間)、乾燥重量( $DW_1$ ,  $DW_2$ ; g)を測定した。この行程を調査期間中 2 日おきに 3 回行い、各採取時の  $VWC$  と 7 月 15-17 日、17-19 日、19-21 日での大気-地表面間の水収支( $WB_{a-s}$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )、地下部-地表面間の水収支( $WB_{us-s}$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )を、下記の式で求めた。

$$VWC = (FW_{1,2} - DW_{1,2}) / \{(1.8)^2 \pi\} \quad (11)$$

$$WB_{a-s} = (FW_{rep} - FW_1) / \{(1.8)^2 \pi\} \quad (12)$$

$$WB_{us-s} = \{(FW_2 - DW_2) - (FW_{rep} - DW_1)\} / \{(1.8)^2 \pi\} \quad (13)$$

採取時の  $WC$  は(5)式により算出し、これと  $VWC$  との関係をそれぞれの地表面構成要素に関し KaleidaGraph ver. 3.6 for Mac 上で相関の  $t$  検定を行なったところ、 $WC$  と  $VWC$  は正の相関関係( $P < 0.05$ )を示したため、最小二乗法を用いて直線回帰した(Fig. 2-6)。また、この回帰式に式(10)で計算した 5 種類の地表面構成要素の  $WC_{(WP)}$  を代入して、各地表面構成要素の  $WC$ - $WP$  曲線における変曲点での体積含水率( $VWC_{WP}$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )を算出した。2-2-(2)-1-1 に示す通り変曲点以下の水分は移動するためにかかるエネルギーが大きいため、各採取時の  $VWC$  から  $VWC_{WP}$  を差し引いたものを、地表面構成要素中に含まれる水分のうち比較的容易に移動しやすい状態にある水の量( $FMW$ , Free-Moving Water (自由可動水);  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )で

あると定義し式(14)で求めた。

$$FMW = VWC - VWC_{WP} \quad (14)$$

調査時の絶対温度( $T$ ; K)、摂氏温度( $T$ ; °C)および相対湿度(RH; %)は、温湿度センサー/ロガー(TR-72, T&D Co., Matsumoto, Japan)のセンサーをクラストと礫の表面から 1 cm になるように設置し、5 分間隔で記録した。大気中の水ポテンシャル( $WP_{air}$ ; MPa)、飽和水蒸気圧( $VP_{sat}$ ; hPa)および水蒸気飽差( $VPD$ ; hPa)は、温湿度ロガーの測定値から、それぞれ下記の式で求めた。なお、飽和水蒸気圧および水蒸気飽差の計算には Tetens (1930)の式を用いた。

$$WP_{air} = R / M \times T \times \ln(RH/100) / 1000 \quad (15)$$

$$VP_{sat} = 6.1078 \times 10^{\left\{7.5 \times T / (T + 237.3)\right\}} \quad (16)$$

$$VPD = VP_{sat} - WP_{air} \times RH / 100 \quad (17)$$

$R$  は気体定数( $8.3143 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ )、 $M$  は水のモル質量( $0.018 \text{ kg mol}^{-1}$ )を示す。

#### 2-2-(2)-1-3 統計処理

各地表面構成要素間の  $WHC$ 、 $SPD$  の差を、KaleidaGraph(ver. 3.6 for Mac, Synergy Software, Reading, PA) の分散分析プログラム(Tukey HSD Post hoc 法)により検定し、 $P < 0.05$  を有意な差が認められたと判断した。

## 2-2-(2)-2 結果

### 2-2-(2)-2-1 地表面構成要素ごとの水保持に関する物理的性質

5種類の地表面構成要素の含水比( $WC$ ; %)-水ポテンシャル( $WP$ ; MPa)曲線(Fig. 2-7)が急速に低下し始める点(変曲点)の解析結果を、最大容水量( $\text{ml}/\text{cm}^3$ )と固相密度( $\text{g}/\text{cm}^3$ )とともに Table 2-4 にまとめた。3種のリター類(維管束植物、コケ、混合物)の変曲点での体積含水率( $VWC_{WP}$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )は  $1.1\text{--}2.0 \times 10^{-2} \text{ ml}/\text{cm}^3$  と値が近かったのに対し、クラストは  $16.1 \times 10^{-2} \text{ ml}/\text{cm}^3$  と大きく、礫は  $0.5 \times 10^{-2} \text{ ml}/\text{cm}^3$  と小さな値を示した。礫の変曲点の  $WP$  は、他の地表面構成要素の変曲点の  $WP$  が  $-35\text{MPa}$  前後であったのに比べ、 $-6 \text{ MPa}$  と大きい値を示した(Table 2-4)。3種のリター類とクラストの最大容水量は、混合物リターとクラスト間を除き有意な差が認められなかったのに対し、礫( $1.4 \times 10^{-1} \text{ ml}/\text{cm}^3$ )は著しく低い値を示した(Table 2-4)。また、3種類のリター間の固相密度には有意な差は認められなかったが、クラストは  $69.1 \times 10^{-2} \text{ g}/\text{cm}^3$ 、礫は  $114.1 \times 10^{-2} \text{ g}/\text{cm}^3$  と、有意に高い値を示した(Table 2-4)。さらに、各地表面構成要素の  $WC$ -体積含水率( $VWC$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )の関係式の傾きは、リター類では有意差としては検出されないものであったが維管束植物/リター、混合物リター、コケ/リターの順でわずかに大きい値を示した(Fig. 2-6)。

以上の結果は、クラストは最も水を保持しやすいこと、礫は多くの水を保持できずに容易に水を失いやすい性質をもつことを意味する。また、3種類のリターは水に関し最大容水量、変曲点の  $WP$ 、固相密度さらには  $WC$ - $VWC$  関係には顕著な差が無いことから、その物理的な変動特性は酷似するであろうと推察された。これらに基づいて、続く水収支に関する野外調査ではコケ/リターをリター類の代表として、コケ/リター・クラスト・礫を対象として、調査域での水環境変動性を調べた。

### 2-2-(2)-2-2 地衣類生育環境下で地表面構成要素がつくる水環境

野外での各地表面構成要素の水分状態と大気・地下部間の水収支を明らかにするため、3種類の地表面構成要素(コケ/リター、クラスト、礫)を対象として、2010年8月15-21日に野外調査を実施した。8月15-18日の間に降水は認められず、19日は  $1.1 \text{ mm}$ 、20日は  $2.4 \text{ mm}$  の降水量が記録された。クラストの  $VWC$  は調査期間を通じて  $0.3 \text{ ml}/\text{cm}^3$  程度と、3種の地表面構成要素の中で最も高い値

を示した(Fig. 2-8a)。礫の  $VWC$  は最大でも降水時に  $0.04 \text{ ml/cm}^3$  (8月19日) と、3種の地表面構成要素の中で最も低い値を示した。コケ/リターの  $VWC$  は、8月15-17日は  $0.05 \text{ ml/cm}^3$  程度で、降水時  $0.1 \text{ ml/cm}^3$  程度となっていた(Fig. 2-8a)。コケ/リターとクラストの自由可動水量( $\text{ml/cm}^3$ )は調査期間を通じて正の値を示したが、クラストが  $0.1 \text{ ml/cm}^3$  以上に保たれていたのに対し、コケ/リターは、8月15-17日は  $0.1 \text{ ml/cm}^3$  以下であったものが19-21日の降雨期間中に  $0.1 \text{ ml/cm}^3$  以上まで値が上昇した(Fig. 2-8b)。これらに対し、礫の自由可動水量は調査期間を通じて正の値を示さなかった。(Fig. 2-8b)

大気-地表面間の水収支( $WB_{a-s}$ ;  $\text{ml/cm}^3$ )に関し、クラストは調査期間を通じて負の値を示し、クラストから大気中への水の移動量が大气からの供給量より多いことを示していた(Fig. 2-8c)。一方、コケ/リターと礫の  $WB_{a-s}$  は、17-19日はわずかながら正の値を示したことから、降雨による大気側から地表面への水の供給量が大气への移動量を上回っていたと推定された。しかし、19-21日には負の値を示し、地表面から大気への移動量が増加に転じたものと推定された(Fig. 2-8c)。

地下部-地表面間の水収支( $WB_{us-s}$ ;  $\text{ml/cm}^3$ )は、全ての地表面構成要素について正の値を示し、地下部から地表面への水の移動があったと推定された(Fig. 2-8d)。特に、15-17日、17-19日のクラストの  $WB_{us-s}$  は17-19日のコケ/リターを除き、他の材質に比べ有意に高いものであり、地下部から地表面への水の供給が他のものよりも大きいものであった。17-19日、19-21日にかけてはコケ/リターも  $0.1 \text{ ml/cm}^3$  程度と、クラストと同程度と判断される水の移動が地下部から地表面になされていたが、礫においてはごくわずかな量が検知されただけであった(Fig. 2-8d)。

クラストと礫上1 cmで記録された相対湿度(RH; %)および算出された飽和水蒸気圧(hPa)は、ともに測定開始より昼夜変動を示し、飽和水蒸気圧は早朝から上昇し、正午過ぎに最大となった(Fig. 2-9a)。一方、相対湿度は日中に低下し、7月17日の正午過ぎには60%となり、18日夜から19日にかけて99%以上まで上昇していた(Fig. 2-9b)。18日夜から19日にかけての期間において、水蒸気飽和差は0 hPa付近の値を示し(Fig. 2-9c)、この期間、飽和水蒸気圧は早朝にかけてさらに低下していることより、結露が生じていることが推定された。この湿度飽和した状態は降雨中継続していたが、20日の降雨停止後には再び大きな湿度の低下、飽和差の上昇を示した。

大気の水ポテンシャル( $WP_{air}$ )は相対湿度と同様の変動を示し、7月17日の正

午過ぎには-70 MPa 程度まで大きな低下をみせたが、18 日夜から 19 日にかけてほぼ 0 MPa まで上昇し、降雨停止後は再び大きな低下を示した(Fig. 2-9d)。クラスト上と礫上の相対湿度と  $WP_{air}$  の変動パターンは類似していたが、飽和時を除きクラスト上は、礫上に比べ高く保たれる傾向にあり、 $WP_{air}$  の差は平均で 5.3MPa、最大で 16.8MPa であった(Fig. 2-9d, Fig. 2-10)。



## 2-2-(3) 地衣体の形態的特徴による水の獲得・放出特性

### 2-2-(3)-1 方法

#### 2-2-(3)-1-1 地衣体の形態的特徴と大気・基物との接触面積の測定

2-2-(1)-2-2 の調査結果より調査対象と定めた5種類の地衣類(*Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*, *Cladonia pleurota*, *Ochrolechia frigida*, Fig. 2-11)について、1種につき5サンプルずつ地衣体および子柄の高さを測定した後、各地衣体を重量が一定の値になるまで炉乾させ(80°C, 12 時間)、乾燥重量( $DW_{thalli}$ ; g)を測定した後、1時間以上吸水させた。各種地衣体をプレパラートに挟んで、大気・基物との接触面を、1 cm<sup>2</sup>の方眼紙とともにデジタルカメラ(Powershot A640, Canon, Tokyo, Japan)で撮影し、Photoshop CS6 Extended (Adobe Systems Inc., San Jose, CA)で面積( $A_{air}$ ,  $A_{sub}$ ; cm<sup>2</sup>)を測定し、下記の式で各種地衣体の乾物重あたりの大気・基物との接触面積( $TA_{air}$ ,  $TA_{sub}$ ; cm<sup>2</sup>/g)と総乾物重あたりの大気・基物との接触面積比( $rTA_{air}$ ,  $rTA_{sub}$ )を計算した。

$$TA_{air} = A_{air} / DW_{thalli} \quad (18)$$

$$TA_{sub} = A_{sub} / DW_{thalli} \quad (19)$$

$$rTA_{air} = TA_{air} / (TA_{air} + TA_{sub}) \quad (20)$$

$$rTA_{sub} = TA_{sub} / (TA_{air} + TA_{sub}) \quad (21)$$

各地衣種の乾物重あたりの地衣体の表面積は、それぞれの  $TA_{air}$ ,  $TA_{sub}$  の和より求めた。

#### 2-2-(3)-1-2 吸水・乾燥に伴う地衣体含水比の時間変化と含水比-水ポテンシャル曲線の測定と解析

5種類の地衣類について、1種につき3つの地衣体を、風乾状態での重量( $FW_a$ ; g)を測定後、相対湿度(RH; %) 100%容器内に投入し、10, 30, 60, 100, 150, 210 分経過時の重量( $FW_b$ ; g)を測定した。各地衣体はその後も継続して相対湿度 100 %

容器内に入れ、12 時間経過後に重量( $FW_c$ ; g)を測定した後、相対湿度 80 %の容器内に入れ、10 分おきに重量( $FW_d$ ; g)を測定した。さらに、地衣体をキムワイプで包んだ状態で直接吸水させ、12 時間後に重量( $FW_e$ ; g)を測定したのち、それぞれの地衣体を、重量が一定の値になるまで炉乾させ(80 °C, 12 時間)、乾燥重量( $DW_{thalli}$ ; g)を測定した。各地衣体の大気中から水分を吸収した時、水に直接触れた時の飽和含水比( $WC_{max-air}$ ,  $WC_{max-water}$ ; %)、および測定開始時( $FW_a$ ,  $FW_c$ )の地衣体重量を 1 g としたときの大気からの吸湿積算量( $AV$ ; ml/g)と大気への蒸発積算量( $EV$ ; ml/g)を、下記の式で計算した。

$$WC_{max-air} = (FW_c - DW_{thalli}) / DW_{thalli} \times 100 \quad (22)$$

$$WC_{max-water} = (FW_e - DW_{thalli}) / DW_{thalli} \times 100 \quad (23)$$

$$AV = (FW_b - FW_a) / FW_a \quad (24)$$

$$EV = (FW_c - FW_d) / FW_c \quad (25)$$

測定時間ごとの  $AV$  と  $EV$  の変化は、時間( $t$ ; min.)に対して飽和曲線を描いた。測定開始初期の吸湿・蒸発速度( $\text{ml g}^{-1}\text{min}^{-1}$ )を求めるため、飽和曲線を表現できる(6)式を変形して回帰し、初期傾斜  $\alpha$  を求めた。

$$AV_{(t)} = \frac{\alpha t + AV_{max} - \{(\alpha t + AV_{max})^2 - 4\theta\alpha t AV_{max}\}}{2\theta} \quad (26)$$

$$EV_{(t)} = \frac{\alpha t + EV_{max} - \{(\alpha t + EV_{max})^2 - 4\theta\alpha t EV_{max}\}}{2\theta} \quad (27)$$

$AV_{(t)}$ ,  $EV_{(t)}$  は  $t$  分経過時の  $AV$  と  $EV$ 、 $AV_{max}$ 、 $EV_{max}$  は  $AV$ ,  $EV$  の漸近値、 $\theta$  は定数(0.8)を示す。

各種地衣体の水ポテンシャルは、2-2-(2)-1-1 で示した地表面構成要素と同じ手法を用いて、各種地衣体の  $WC-WP$  曲線を測定し、(5)-(10)式で  $WC-WP$  曲線が急速に低下し始める変曲点での  $WC_{(WP)}$  と  $WP$  を求めた。

#### 2-2-(3)-1-3 統計処理

各地衣種間の大気・基物との接触面積、吸湿・蒸発速度、風乾含水比、 $WC_{max-water}$ 、 $WC_{max-air}$  の差を KaleidaGraph ver. 3.6 for Mac の Tukey HSD Post hoc 法により検定し、 $P<0.05$  を有意な差が認められたと判断した。また、吸湿・蒸発速度と乾物重あたりの地衣体表面積の関係を KaleidaGraph ver. 3.6 for Mac 上で相関の検定（2群の比較 t 検定）を行なった。

## 2-2-(3)-2 結果

### 2-2-(3)-2-1 生育形ごとの外部形態の特徴

5種の地衣類の外部形態の特徴とそれぞれの主な着生基物を Table 2-5 にまとめ、各種地衣類の外部形態と大気・基物との接触面積の模式図を Fig. 2-12 に示した。*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis* および *C. pleurota* は基物から立ち上がる樹枝状地衣、*O. frigida* は基物に付着する固着地衣であり、樹枝状地衣の地衣体および子柄の高さがいずれも約 1 cm 以上であるのに対し、*O. frigida* の高さは最大でも 0.5 cm 程度であった(Table 2-5)。乾物重あたりの大気との接触面積は樹枝状地衣 4 種が固着地衣に比べいずれも大きい傾向にあり、*C. delisei* と *F. nivalis* 間では有為な差が認められず共に  $200 \text{ cm}^2/\text{g}$  以上と大きな値を示し、次いで *C. arbuscula* ssp. *mitis* が大きく、*C. pleurota* と *O. frigida* の間に有意な差は認められなかったが、平均値は *C. pleurota* が 2 倍以上となっていた(Table 2-5)。一方、乾物重あたりの基物との接触面積は *C. delisei* と *C. pleurota* が  $8 \text{ cm}^2/\text{g}$  程度と有意に小さく、*F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis* および *O. frigida* は  $20 \text{ cm}^2/\text{g}$  程度と同等の値を示した(Table 2-5)。樹枝状地衣 4 種の総乾物重あたりの大気・基物との接触面積比は、およそ 9 割と大部分が大気であったのに対し、*O. frigida* は 6 割が大気、4 割が基物であった(Table 2-5)。

### 2-2-(3)-2-2 吸湿、乾燥速度と水保持に関する地衣体の物理的性質の特徴

風乾状態の 5 種の地衣体を相対湿度(RH; %)100 %容器に入れて測定した、時間経過に伴う各種地衣体の吸湿積算量(ml/g)を Fig. 2-13a に示した。吸湿された水は測定開始直後から急速に増加し、樹枝状地衣 4 種が 100 分までに地衣体 1 g あたり 0.3 ml 程度の水を獲得したのに対し、*O. frigida* の吸湿積算量は 0.1 ml 程度であり、50-100 分経過以降は全種の吸湿量は大きな変化を示さなかった(Fig. 2-13a)。湿潤大気(RH 100 %)で水飽和させた地衣体を相対湿度 80 %下に置いてからの時間経過に伴う蒸発積算量(ml/g)は、樹枝状地衣 4 種は 30 分までに地衣体 1 g あたり 0.5-0.6 ml の水を失い、50-60 分で顕著な蒸発が認められなくなったのに対し、*O. frigida* は 30 分で 0.1 ml 程度の水を失った後には、ほとんど蒸発しなくなる状態に至った(Fig. 2-13b)。各種地衣体の測定開始初期の吸湿・蒸発速度( $\text{ml g}^{-1} \text{min}^{-1}$ )を比較するため、Fig. 2-13a, b で示した各種の吸湿・蒸発曲線の初期傾斜より吸湿・蒸発速度を求めた。吸湿・蒸発速度はともに樹枝状地衣 *F. nivalis*

が他4種に比べ有意に高かったのに対し、*O. frigida*の吸湿・蒸発速度はともに著しく低い値をとった。樹枝状地衣4種の吸湿・蒸発速度は固着地衣*O. frigida*と比較すると総じて高い傾向がみられた(Table 2-6)。各種地衣体の初期吸湿・蒸発速度と乾物重あたりの地衣体表面積の相関を調べた結果、地衣体の表面積が大きいほど吸湿・蒸発速度が増すという正の相関が認められ、また、吸湿速度に比べ蒸発速度が高い傾向にあった(Fig. 2-14)。5種の地衣類の風乾状態の含水比、および水に直接浸けた場合に示す飽和時の含水比には種間で有意差が認められなかったが、湿潤大気下(RH 100 %)下で平衡化させた含水比は、固着地衣である*O. frigida*が45%であったのに対し、4種の樹枝状地衣の含水比は80%前後と有意に高い値を示した(Table 2-6)。

5種類の地衣体のWC-WP曲線と解析結果をFig. 2-15とTable 2-7に示した。各種地衣体のWC-WP曲線が急速に低下し始める点のWCはいずれも20%前後およびWPは-25 MPaであり、5種の地衣類の間で大きな差は認められなかった(Table 2-7)。

### 2-3 考察

スバル諸島に分布している地衣類は Elvebakk and Hertel (1996)により 600 種以上の地衣種がリストとしてまとめられ、これ以降も *Acarospora* 属、*Lecanora* 属、*Pycnothelia* 属、*Rhizocarpon* 属といった固着地衣が新産種として報告されてきている (Ihlen and Fryday 2004, Krzewicka and Maciejowski 2008, Osyczka and Węgrzyn 2008)。本調査域の氷河後退域では、諸島内全域のおよそ 20%(136 種)にあたる地衣種の存在が確認され、このうち 3 種の固着地衣 (*Lecidea apochroeella* Nyl., *Lecidea leucothallina* Arnold, *Porpidia contraponenda* (Arnold) Knoph & Hertel) が、スバル諸島で未報告の種であったため、新産種として Inoue et al. (2011) で報告した。確認された地衣類の過半数は生育形としては固着地衣に属するものであった (Table 2-1a, b, Table 2-2)。Rogers (1977) は、北極域を含む乾燥地においては、固着地衣が樹枝状地衣や葉状地衣に比べ出現種数が割合として高くなることを指摘しており、本調査結果はこの考えを支持するものである。しかし、生育形ごとにまとめた地衣類の生育面積(被度)は、樹枝状地衣(平均被度約 10%)が固着地衣(平均被度約 7%)と比較して高く、それぞれの被度の大部分は、樹枝状地衣は *Cetrariella delisei*、固着地衣は *Ochrolechia frigida* のそれぞれ 1 種によるものであった (Fig. 2-2)。これらに対し、葉状地衣の出現種数 (15 種) と被度 (1% 以下) は、他 2 つの生育形の地衣類に比べ少ないものであった。

Holt et al. (2007) が行なった北極域の地衣類植生調査では、被度 6% 以上の地衣種は調査環境下で豊富な種、25% 以上は優占する種と判断されている。この指標を本調査結果に当てはめると、調査域一帯での地衣植生は、樹枝状地衣種 *C. delisei* と固着地衣種 *O. frigida* が「豊富」であると判断される。また、その他の地衣種については、樹枝状地衣は固着地衣に比べ出現種数が少なく被度が高いことから、樹枝状地衣 1 種あたりの被度は固着地衣のものに比べ平均的に高い傾向にあると思われた。Table. 2-1a, b と Fig. 2-2 に結果を示した 1994 年に実施された植生調査は、調査域一帯で無作為に設置したラインを用いて行なったものであり、調査域内に存在する環境区分と地衣類植生の関係を調べることで、その環境区分内で優占する種を見いだせると考えた。そこで、Brodo (1973)、Cannone et al. (2004) などにより微環境下での地衣類の分布への影響が指摘されている着生基物を環境区分として、地衣種ごとの各地表面構成要素上での出現率を調べた。

Bran-Blanquet(1964)は設けた1つの環境区分内で出現率50%以上を示す植物種は、その環境に優占的に常在するものであり、植物社会学の植生単位である群集を代表する植物種(標徴種)と考えた。また、地衣類においては種ごとの着生できる基物の範囲(基物特異性)を考慮すると、基物特異性が低い種は利用可能な地表面構成要素の存在域が広いために、微環境中でも標徴種や優占種となりやすいことも指摘されている(Barkman 1958, Brodo 1973, Hale, 1955)。調査域において地衣類の着生が確認された5種類の地表面構成要素のうち、維管束植物/リター、コケ/リター、クラスト、礫の上にそれぞれ、異なる樹枝状地衣 *Flavocetraria nivalis*、*Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*、*Cladonia pleurota* が出現率50%以上を示し、これらの地衣類は Bran-Blanquet が示す植物社会学的な観点によると、それぞれの地表面構成要素上での標徴種といえることができる。これに対し、*C. delisei* と *O. frigida* は5種類全ての地表面構成要素上で40%を超える高い出現率を示したことより、これら2種は基物特異性が低い広範囲に着生できる種であり、またその被度の大きさから、様々な基物上で他種よりも生育できた結果と推察される。Cannone et al. (2004)により本調査域付近で行なわれた植生調査でも、地表面構成要素の材質ごとに設けられた8つの区分の中で *C. delisei* と *O. frigida* は複数の区分内で高い出現率を示していたことから、*C. delisei* と *O. frigida* の優占現象は本調査域の特徴と言えよう。

以上の結果は、本調査域、1つの氷河後退域の植生の発達した地域というスバル諸島の極々狭い範囲内において、諸島全域の報告種数の20%に達する地衣種が分布するという高い種多様性をもつことが示唆するものである。本調査域の地衣類植生の特徴は、地衣種ごとの被度・出現率の面から *C. delisei* と *O. frigida* という異なる生育形をもつ2種の地衣類が調査域全体での地衣類植生の優占種として存在し、各種地表面構成要素上では、それぞれ異なる樹枝状地衣種が地衣類植生の標徴種となっていた。優占していた2種については *C. delisei* がリター類や礫、*O. frigida* はクラスト上で特に出現率が高くなるという基物間での出現率の偏りがあった。これら優占種の出現率の偏りや各基物上で標徴種が異なることは、基物間に存在する水をはじめとした何らかの環境条件の差にそれぞれの地衣種が応答した結果であろうと考えた。

物質中に含まれる水は表面張力によってその構造物に吸着しており、そこから水が失われることは、表面張力以上の力(吸引圧)で水が吸引されたことを意味する。礫のような物質は、大部分の水を大きな間隙に保持しており、あまり大

きくない吸引圧でも構造中から水が排水されるため、毛管領域では水分量が急激に減少する。一方、単位質量あたりの表面積(比表面積)が大きいクラストのような物質は、表面に吸着する水分量が多く吸引圧が徐々に高まることより、毛管領域では水分量は礫に比べゆるやかに低下するため、高い保水能力を示す(Jury and Horton 2004)。調査を行った5種類の地表面構成要素の含水比( $WC$ ; %)-水ポテンシャル( $WP$ ; MPa)曲線の測定結果およびその物理的性質を示すパラメータの解析結果は、Jury and Horton (2004)の示す材質ごとの特徴と同様の結果が得られ、礫は、他の材質と比較すると固相密度は高いが構造内の間隙が大きいいため、最大容水量(毛管飽和させたときの体積含水率)は著しく小さく、小さく、小さくであった(Table 2-4)。さらに、礫の  $WC$ - $WP$  曲線は他の基物に比べ毛管領域の範囲が著しく小さく、 $WC$  がわずかに減少しただけで  $WP$  が急低下を示した。これらの結果により、礫の水保持に関する物理的性質は他の基物と大きく異なることが示唆された(Fig. 2-7, Table 2-4)。3 種のリター類(維管束植物、コケ、混合物)間には、 $WC$ - $WP$  曲線の変曲点や最大容水量、固相密度という水保持に関する物理的性質を示すパラメータ間に大きな差がみられず(Table 2-4)、ほぼ同様の保水能力を持つと推察され、Fig. 2-6 に示す含水比-体積含水率比の傾きのわずかな違いは、維管束植物/リター $\leq$ 混合物リター $\leq$ コケ/リターの順で水を含みやすいことを示唆するものである。一方、クラストは、最大容水量は3 種類のリター類とほぼ同程度でありながら固相密度が高く、 $WC$ - $WP$  曲線の変曲点の体積含水率も大きく異なっていたことにより、リター類とも異なる水保持に関する物理的性質を持つものと考えられた(Table 2-4)。

以上の結果より、3 種のリター類に比べクラストは、固相が密でありながら最大容水量が同程度であったことより、より細かな間隙に水を保持すると考えられる。したがって、クラストを構成する固相の比表面積はリター類に比べ大きく、より多くの水分を材質表面に保持させると考えられるため、クラストの保水能力は調査した5 種の地表面構成要素の中で最も高いものと考えられた。

5 種類の地表面構成要素のうち、水保持に関する物理的性質が異なると予想された3 種類(クラスト、コケ/リター、礫)の、野外条件下での水分状態の変動を比較した結果、クラストはコケ/リターおよび礫よりも多くの水を保持していたことが明らかである(Fig. 2-8a)。クラストは、降水のない時(2010 年7 月15-17 日, Fig. 2-8b)にも自由可動水を含み、そこに着生する地衣類にとってリター類や礫よりも湿潤な環境を作っていることが考えられた。また、クラストの地表面は



他の材質以上に大気中に水を失うが、地下部からの水の移動によって大気中に失った分の水が補填されることで、その含水量は高く保たれたと推察された(Fig. 2-8c, d)。さらに、クラスト地表面付近の温湿度変動から、調査日を通じて自由可動水をほとんど持たなかった礫の上に比べ、降雨時以外は常に湿潤な傾向を示したことは(Fig. 2-9b, d, Fig. 2-10)、クラスト地表面からの蒸発が地表面付近の湿度上昇に寄与していることを意味するものである。

コケ/リターの降雨から2日間の自由可動水量は、クラストと同程度であったが、降水が記録される2日前の調査時には、クラストと比較して地下部からの水の移動量が少なく、地衣類の着生する地表面の自由可動水量はごくわずかなものであった。スバル諸島で行われたこれまでの研究で、コケ/リターは着生する地衣類にとって湿潤な環境を作り、特に葉状地衣の分布に影響することが示唆されているが(van der Wal et al. 2001)、本研究での水保持に関する物理的性質の解析結果は、コケ/リターの保水能力は礫と他2種のリター類と比べると高いが、クラストよりは低いことが明らかである。クラストはその物理的性質だけでなく地下部からの水の供給移動や蒸発散の大きさから、先行研究で湿潤な環境をつくることが示唆されているコケ/リター以上に、着生する地衣類にとって湿潤な環境を作っていることが示唆された。

Lawrey (1981)は樹枝状地衣と葉状地衣は、大気由来の化学成分の含有量が固着地衣と比較して高いことから、これらの形態が大気からの水の獲得にも優れるものと推察している。さらに、生育形の違いによる地衣体の表面積の違いは、大気中の水条件の変化に対する応答速度にも差をもたらすため、分枝が多く乾物重あたりの表面積が大きい地衣体の種ほど、雨や露の獲得量が多くかつ飽和に至る速度が速いとの指摘もある(Larson 1981, Larson and Kershaw 1976, Schipperges 1992)。また、乾燥にさらされた場合の蒸発速度も表面積の大きな地衣種ほど速いことも実験的に明らかにされている(Sancho and Kappen 1989)。本研究で調査対象とした地衣類5種の乾物重あたりの表面積(大気・基物との接触面積の和)は、樹枝状地衣4種(*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitism*, *C. pleurota*)が固着地衣 *O. frigida* と比較して大きく(Table 2-5)、また、湿度の変化に対する地衣体の含水量の変化が *O. frigida* に比べ早くなっていた。樹枝状地衣4種の時間経過に伴う大気中からの吸湿量と初期の吸湿速度、および蒸発量と初期の蒸発速度は、*O. frigida* に比べてともに速く(Fig. 2-13a, b, Table 2-6)、樹枝状地衣4種は *O. frigida* に比べ大気からの吸湿に優れるが、乾燥大気にさらされた

場合は素早く水を大気中へ失うことを示した。各種地衣体の吸湿・蒸発速度と乾物重あたりの表面積の関係が正の相関関係を示したことは、地衣体の吸湿・蒸発が物理的かつ受動的に生じている現象であることを示唆するものである (Fig. 2-14)。樹枝状地衣4種の含水比は、風乾状態から30分以上湿潤な大気(相対湿度100%)に曝されることで、Table 2-7に示すそれぞれの *WC-WP* 曲線の変曲点 *WC* 以上となり (Fig. 2-13a)、この条件下で12時間平衡化させた場合の樹枝状地衣4種の飽和含水比は変曲点の *WC* を大幅に上回っていた (Table 2-6)。これに対し *O. frigida* の含水比は、風乾状態からの吸湿実験の測定時間内(12時間)では *WC-WP* 曲線の変曲点付近までしか上昇しなかった (Table 2-6, Table 2-7)。 *WC-WP* 曲線の変曲点は、結合水からなる吸着領域と構造間隙に水が蓄えられる毛管領域の境界を示すことを考慮すると、樹枝状地衣4種はその表面積/乾重の大きさゆえに、風乾された状態でも湿度飽和した湿潤な大気に曝されることで短時間に細胞間隙を満たすほどの水分量を大気中より獲得できると考えられる。

地衣体と大気間での水の移動には生育形間で差がみられたのに対し、各種地衣体の直接水を吸水させた場合の飽和含水比 (Table 2-6) と *WC-WP* 曲線およびその変曲点 (Fig. 2-15, Table 2-7) には大きな差が認められなかった。先の地表面構成要素の比較で論じたように、飽和含水比や *WC-WP* 曲線は水保持に関する物理的性質を示すパラメータと考えられるため、各種地衣体の生育形間で水を抱き込める間隙の大きさや水を吸着できる表面積など、水保持に関する地衣体の構造的性質には大きな違いはないと推察される。したがって、生育形および地衣種間での大気からの水の移動量と速度に差をもたらした要因は、表面積/乾物重に差をもたらした地衣体ごとの外部形態の違いによるものであると結論された。

本調査において対象とした5種の地衣類はまた、生育形間で大気・基物との接触面積比が大きく異なっており (Table 2-5)、大気中の水分の獲得に優れる樹枝状地衣4種は、その地衣体の9割程度が大気中と接していたのに対し、固着地衣 *O. frigida* はその表面積の4割以上が基物と接するものであった。この *O. frigida* の外部形態の特徴は着生する基物との水のやり取りに関し、他種との差をもたらすと思われる。本研究において調査した地表面構成要素のうち、クラストは着生していた地衣類に対し、調査した地表面構成要素中で最も湿潤な環境を作っていた。この上には樹枝状地衣 *C. delisei*、*C. pleurota* と、固着地衣 *O. frigida* がともに高頻度で出現していた。本研究での形態観察の結果、樹枝状地衣はいずれも基物から立ち上がっており、表面積全体に占める基物との接触面

積は僅かである。樹枝状地衣の基物から立ち上がる生育形は、基物に含まれる水の影響を遠ざけることができるとの指摘もある(Nash 2008, Honegger 2009)。一方、固着地衣 *O. frigida* はその外部形態の特徴により、基物の水の影響を強く受けやすいと考えられている(Gaßmann and Ott 2000)。これらはいずれも形態的特徴からの推察であり、地衣体ごとの外部形態の特徴に起因した基物から受ける水の影響の差の有無はこれまで検証されていない。変水生生物である地衣類は体内の水分状態を外囲環境に依存するため、外囲環境との接し方の違いは、地衣種ごとの水利用及び光合成活動とも強く関係するものと考えられ、次章ではこの生育形を考慮しながら大気と基物から受ける水の影響の検討を行った。

本調査域における無雪期間の降水は Fig. 2-16 に示すように少量の雨が時折降るというパターンであった。2007-2011 年でのノルウェー気象庁の観測によると、およそ 2 ヶ月の無雪期間中の降雨日数は 20 日程度、降雨は平均 4.6 日の間隔でもたらされていること、この無降雨期間はしばし 1 週間以上継続することを読み取ることができる(<http://retro.met.no/observasjoner/svalbard/Ny-Alesund/>)。本研究での野外観測によって捉えられた、降雨に伴う大気や地表面構成要素の水条件の変動は、この環境下において無雪期間である夏季に定常的に生じている環境変動の中で生じたものである。降雨停止直後より、日中にはクラスト以外の地表面構成要素は自由可動水の乏しい乾燥状態となり、無降雨期間の継続に伴って乾燥化はそこに生育する地衣類に深刻な水欠乏状態をもたらしていることを示すものであった。この環境下で、高い被度・出現率を示し優占していた樹枝状地衣各種は、その外部形態の特徴である表面積の大きさによって、湿潤状態の大気中であれば、乾燥状態から数時間以内に細胞内間隙を満たす以上の吸水能力を示した。樹枝状地衣の大気との接触面積が大きい特徴は、物理的に湿度変化の影響を受けやすいため、雨による水の供給の少ない本調査地において湿度の日変動とともに、大気中から水を獲得することで乾燥時にも光合成活動を営み、生育を果たしていると思われた。一方、樹枝状地衣以外で唯一高い被度・出現率を示した固着地衣 *O. frigida* は基物との接触面積が樹枝状地衣各種に比べて大きく、特に湿潤な水環境をつくっていたクラスト上で特に出現率が高かったことから、着生基物から水を得ることによって、無雪期間に卓越する乾燥環境下でも光合成活動を可能とする水を獲得しているものと推察された。以上の考察を踏まえ、次章では調査域での水分環境の変動実態とそれに対する 5 種の地衣類の光合成応答に焦点を当てて研究を進めた。

## 第3章

### 野外環境下での着生基物の水環境、優占地衣種の水利用と光合成活動の特徴

#### 3-1 背景と目的

変水生物である地衣類の光合成活動は、利用可能な水に強く影響される(Walter 1973, Green and Lange 1994)。そのため、外圍環境からの水の供給が乏しくなる無雪期間の極域環境下において、地衣類の活動は生育場所の水環境の変動の特徴の違いに加え、地衣種ごとの外部形態の違いで生じる水の獲得や放出特性に応じても異なることが予想される。

第2章での研究結果より、調査域に優占することが明らかとなった樹枝状地衣4種はその広い表面積を持つことにより、湿度の変動の影響を受けやすく、降雨停止からの乾燥化が進行している期間においても湿潤な大気に曝されることで光合成初期過程の駆動には十分な水分を獲得できると思われた。野外での観測により、調査域において地衣類が着生する地表面付近の湿度は大きな日変動を示し、降雨のない期間でも夜間には湿度および水ポテンシャルが高まる(Fig. 2-9b, c)。樹枝状地衣4種は、飽差により生じる結露とともにこの湿度および水ポテンシャルの日変動を利用して、風乾されて低水ポテンシャルとなった地衣体内へ水ポテンシャル勾配により大気中から水分を獲得していることが推察された。これに対し、調査域に優占していたもう一つの地衣種、*O. frigida* は固着地衣という形態学上の生育形を示し、着生基物に広い面積で接し、表面積/乾重についてもそれほど大きくないという特徴を持つため、大気中との水のやり取りは樹枝状地衣4種に比べ小さなものであるが、着生基物からの水の獲得には優れることが予想された。

先行研究において、野外環境下での地衣類の水利用と光合成活動に関し、本研究の調査対象である5種の地衣類のように乾燥環境でしばしば優占地衣種となる地衣類は、緑藻を共生藻としているものが多く、これらは大気中の湿度の変動に伴い光合成生産を高める実態が野外研究を通じて指摘されている(Lange 2003, Reiter et al. 2008, Kappen et al. 1998)。しかしながら、第2章で検討した生育形など外部形態の違いによる外圍環境からの水の獲得・放出の違いや、地表面構成要素がつくる水環境の差異などが、野外条件下での地衣類の光合成活動に

与えている影響の評価には至っておらず、これらは、極域環境下での地衣類の生育を論じるうえで、必須の検証事項と考えた。

本章では、第2章で調査域全域および各種の地表面構成要素上に優占していた5種の地衣類を材料に、生育場所の水環境の変動に対する地衣類の水利用および光合成活動の実態とその特徴を明らかにすることを目的とした。2009年と2010年の無雪期間に、地衣類の生育場所の環境条件の変化を観測しながら、その変化に対する地衣類5種の水利用と光合成活動を、特に大気・着生基物と地衣体との間での水収支に着目し、調査を行なった。

## 3-2 方法

### 3-2-1 調査域と試料の採取

2009年8月8-16日と2010年7月17-21日に、Fig. 2-1に示す破線で囲んだ区域内に優占していた5種の地衣類(*Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*, *Cladonia pleurota*, *Ochrolechia frigida*; 第2章参照)とそれらが主に着生していた4種の基物(維管束植物/リター、コケ/リター、混合物リター、クラスト; 第2章参照)を採取し、野外・実験室内での測定に用いた。

### 3-2-2 地衣類の生育地の光、湿度、温度および降水量の測定

2009年調査期間での現場の光合成有効放射(PAR;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )の変化は、平面型( $2\pi$ )光量子センサー(Li-190SA, Li-Cor, Lincoln, NE)とデータロガー(Kadec21-UP, North One Co., Sapporo, Japan)を用いて、PARの1時間ごとの平均値を記録した。これらのセンサーおよびロガーは氷河後退域近くにある日本基地(Fig. 2-1)の屋上に設置された観測台に取り付けられたもので、この観測記録データを本研究に利用した。地表面近くで地衣体に入射するPAR(直接光のほか反射光を含む)、絶対温度( $T$ ; K)、摂氏温度( $T$ ;  $^{\circ}\text{C}$ )、相対湿度(RH; %)は、全球型( $4\pi$ )PARロガー(MDS type-L, Alec Co., Kobe, Japan)と温湿度ロガー(TR-72, T&D Co., Matsumoto, Japan)を用いて、1時間ごとの積算値の平均値を記録した。これらは調査対象とした地衣類の生育場所付近(Fig. 2-1, 破線で示す2007-2010年調査地内)に置き、センサー部分をリター類、クラスト、礫が混在する場所のコケ/リター上地表面から1 cmに設置した。測定時の飽和水蒸気圧( $VP_{sat}$ ; hPa)と水蒸気飽差( $VPD$ ; hPa)は、温湿度ロガーの測定値から(16)、(17)式(Tetens 1930)で求めた。

2009年および2010年の日積算降水量は、0.1 mm精度の転倒益式雨量計とデータロガー(Kadec-PLS-II, North One Co., Sapporo, Japan)で測定した。

### 3-2-3 地衣体と基物の含水比の測定と基物の体積含水率の推定

地衣類5種の地衣体とそれらの基物の含水比( $WC$ ; %)を測定するため、調査地内で2009年8月8-14日(13日を除く)の正午過ぎ(14:00–16:00)と、2009年8月11-12日の夜(21:00–23:00)、早朝(3:00–5:00)、正午過ぎ(14:00–16:00)に、1種ごと

に3サンプルずつの地衣体とその直下1 cmの着生基物を採取した。サンプルはジップ付き袋に入れて調査域近くの日本基地(Fig. 2-1)にある実験室に持ち帰り、即座に重量( $FW$ ; g)を測定した後、重量が一定の値になるまで炉乾させ(80°C, 12–98 時間)、乾燥重量( $DW$ ; g)を測定し、(5)式で含水比を計算した。さらに、Fig. 2-6 で示した各基物の含水比と体積含水率( $VWC$ ; ml/cm<sup>3</sup>)の関係式により、各採取時での体積含水率を推定した。

#### 3-2-4 地衣体と基物の水ポテンシャルの推定

大気の水ポテンシャル( $WP_{air}$ ; MPa)は、地表面1 cmでの温湿度データを、式(15)に代入することによって求めた。

各採取時の各種基物と地衣体の水ポテンシャル( $WP$ ; MPa)は、各採取時のそれぞれの含水比を、第2章の式(6)で求めた基物・地衣体それぞれの含水比-水ポテンシャル曲線回帰式(Fig. 2-7, Fig. 2-15)に代入することで推定した。なお、式(6)は実験室温度下での含水比-水ポテンシャル関係式であるため、実験室と野外条件下での温度差を考慮し、下記の式で補正した。

$$WP = WP_{(WC)} / t_{lab} \times t_{field} \quad (28)$$

$t_{lab}$  と  $t_{field}$  は実験室(297°K)とそれぞれのサンプルの採取時に記録された絶対温度を示す。

#### 3-2-5 地衣類の光合成測定

吸水状態での5種の地衣類の光-光合成応答を調べるため、採取してきた各種地衣体を実験室内(24°C)の暗所で、キムワイプで包み12時間吸水させた後、パルス強度変調クロロフィル蛍光測定装置(Water-PAM, WALZ, Effeltrich, Germany)を用いて測定を行なった。地衣体をWater-PAMの測定用キュベットに入れ、Water-PAMと蛍光解析ソフトウェア(WinControl ver. 2.08, WALZ, GmbH, Effeltrich, Germany)を用いて、12段階(29, 44, 67, 99, 152, 224, 342, 510, 724, 1004, 1639, 2394  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )の励起光を10分間ずつ照射し、各照射の最後に飽和光(>4000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )を0.8秒間照射して、それぞれの光強度での光化学系II量子収率(PSII yield)を測定した。さらに、電子伝達速度( $ETR$ ;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )をSchreiber et al. (1998)を参考に、下記の式で求めた。

$$ETR = 0.42 \times (\text{PSII yield}) \times \text{PAR} \quad (29)$$

野外での光-光合成応答は、5種の地衣類試料の採取直後に現場での生育状況になるべく保つべく無処理のまま、調査現場で Water-PAM を用いて測定した。採取したそれぞれの地衣体は、即座に Water-PAM の測定用キュベットに入れ、1分間暗順化させた後、まず、暗条件下での PSII yield (PSII 最大量子収率)を測定し、その後 Water-PAM と WinControl ver. 2.08 を用いて、9段階(4, 195, 302, 449, 640, 894, 1186, 1486, 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) の励起光を 25 秒間ずつ照射し、各照射の最後に飽和光(>4000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )を 0.8 秒間照射してそれぞれの光強度での PSII yield を測定した。さらに式(29)で、電子伝達速度( $ETR_{\text{rapid}}$ ;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )を計算した。得られた PAR-  $ETR$  曲線、PAR-  $ETR_{\text{rapid}}$  曲線を Eilers and Peeters, (1988)、Ban et al. (2006)を参考に、KaleidaGraph 上で、Levenberg-Marquardt 回帰法を用いた下記の式に曲線回帰させた。

$$ETR, ETR_{\text{rapid}} = \text{PAR} / (a\text{PAR} + b\text{PAR} + c) \quad (30)$$

$a$ 、 $b$ 、 $c$  は曲線回帰のための回帰係数である。

野外条件下で実現されている光合成電子伝達速度の推定値(Estimated  $ETR$ ;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )は、各測定時に得られた PAR-  $ETR_{\text{rapid}}$  曲線の回帰式(30)にその時の地表面 1 cm において 4  $\pi$  ロガーで観測記録された PAR 値を代入して計算した。なお、5種の地衣体の Estimated  $ETR$  の隔日変化は 2009 年 8 月 9 日から 15 日の間、正午付近に採集した試料で、日内変化については 2009 年 8 月 11 日から 12 日にかけて、夜間と早朝、および正午頃に採集した試料で推定を行ない、比較検討した。

また、各測定時に暗条件下で測定した PSII 最大量子収率と地衣体含水比の関係をグラフ化し、光合成初期過程に地衣体含水量が及ぼす影響を調べた。

### 3-2-6 地衣体と大気・基物間との水収支の測定

第 2 章で推察された地衣類の水利用および光合成活動への基物中の水分の影響を生育形ごとに評価するため、2010 年 7 月 15-21 日の 2 日おきに、3種の基物(礫、コケ/リター、クラスト)に着生する *C. delisei* と *O. frigida* を採取し、地衣体の含水比を 3-2-3、PSII 最大量子収率を 3-2-5 で記した方法で測定した。



7月17, 19, 21日に *C. delisei* と *O. frigida* の地衣体を3種の基物上から地衣類1種について3サンプルずつ採取して、重量( $FW_i$ ; g)を測定後、プラスチック製剣山にセットし(Fig. 3-1)、基物から離れた状態で採取場所に戻した。7月19, 21日には剣山にセットしたサンプルを回収するとともに、同じ場所で新しいサンプルを採取し、これらの回収したサンプルの重量( $FW_{rep}$ ; g)と新しいサンプルの重量( $FW_2$ ; g)を測定した。それぞれのサンプルを、重量が一定の値になるまで炉乾させ(80°C, 12–98時間)、乾燥重量( $DW_1$ ,  $DW_2$ ; g)を測定し、下記の式で大気-地衣体間の水収支( $WB_{a-t}$ ; g)、基物-地衣体間の水収支( $WB_{s-t}$ ; g)を推定した。

$$WB_{a-t} = (FW_{rep} - DW_1) / DW_1 \times 100 \quad (31)$$

$$WB_{s-t} = \left\{ \left[ (FW_2 - DW_2) / DW_2 \right] - \left[ (FW_{rep} - DW_1) / DW_1 \right] \right\} \times 100 \quad (32)$$

### 3-2-7 統計処理

3-2-6で測定された *C. delisei* と *O. frigida* それぞれの3種基物間での地衣体の含水比の種内差は、KaleidaGraph ver. 3.6 for Mac の Tukey HSD Post hoc 法により検定し、 $P < 0.05$  を有意な差が認められたと判断した。

### 3-3 結果

#### 3-3-1 環境条件と地衣体と基物の水分状態の変動

平面型( $2\pi$ )センサーで記録された正午付近の日射量は、曇天時は光合成有効放射(PAR;  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )として約  $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、晴天時は約  $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  であった。地衣体近くに設置した全球型センサー( $4\pi$ )センサーでは、曇天時は約  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  程度、晴天時は約  $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  程度が記録された(Fig. 3-2a)。調査開始前日の8月8日は4 mm程度の降水が記録され、その後2日間の小雨曇天を経て、11日以降は晴天が続き現場環境は乾燥していった。相対湿度(RH; %)は、8-10日の降雨中および全調査日の夜間は99%以上を保ち、11日以降の日中から減少していった (Fig. 3-2b)。大気中の飽和水蒸気圧は、温度が高まる正午過ぎにかけて1000 hPa以上の値を示し、夜間にかけては低下する日変動がみられた(Fig. 3-2c)。大気中の水蒸気飽差は8-10日の降雨中および全調査日の夜間は0 hPaとなっており、夜間にかけて飽和水蒸気圧が低下していく期間においては大気中の水分量が飽和水蒸気量以上となり結露が生じていることが推定された(Fig. 3-2d)。大気中の水ポテンシャルは、8-10日の間はほぼ0 MPaを保っていたが、RHと同様に11日以降は日変動を示し、13日以降は日中に-30 MPa以下まで低下した(Fig. 3-2e)。

3種類のリター(コケ、維管束植物、混合物)の体積含水率( $VWC$ ;  $\text{ml/cm}^3$ )は、8月9-10日は $0.1\text{--}0.2 \text{ ml/cm}^3$ 、それ以降は $0.1 \text{ ml/cm}^3$ 以下と推定された。一方、クラストの体積含水率は3種類のリターよりも有意に高く、9-10日は $0.5\text{--}0.7 \text{ ml/cm}^3$ 、それ以降は $0.2\text{--}0.4 \text{ ml/cm}^3$ 程度と推定された(Fig. 3-3a)。地衣体の含水比( $WC$ ; %)は9-11日にかけて、一様に100%程度から20-40%に減少し、それ以降は20%以下であった(Fig. 3-3b)。調査対象の地衣類が着生していた全ての基物の水ポテンシャルは、降雨中は0 MPa近くの高い値を保持していたが、8月11日以降は次第に低下し、14日には-20 MPa以下に達したと推定された(Fig. 3-3c)。地衣体の水ポテンシャルは、基物より1日早い10日から低下が認められ、特に、*Cetrariella delisei*は10日、*Cladonia arbuscula ssp. mitis*は11日に、他種に比べ急な低下を示した(Fig. 3-3d)。調査期間での基物-地衣体間の水ポテンシャルの差は、14日の*Flavocetraria nivalis*を除き、負の値(0 から-30 MPa)を示した(Fig. 3-3e)。特に、11-12日にかけて基物-地衣体間の水ポテンシャル差は大きくなり、12日以降はその差が小さくなっていく傾向にあった。

### 3-3-2 PAR-ETR 応答の隔日変化

十分に吸水させた状態で測定した 5 種の地衣類の光合成電子伝達速度(ETR;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )の最大値は 60–70  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と、種間で大きく異ならなかった(Fig. 3-4)。 *C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis* および *Cladonia pleurota* の ETR は、PAR 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度で最大となり、500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上では ETR は減少を示し、強光阻害が認められた。一方、*Ochrolechia frigida* の ETR は 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上でも顕著な強光阻害を示さなかった(Fig. 3-4)。

全調査日に暗条件下で測定された PSII yield (PSII 最大量子収率)と含水比の関係を調べた結果、全ての地衣種の PSII 最大量子収率は地衣体含水比の変動に伴って飽和型の曲線を描いた(Fig. 3-5)。採取直後の各種地衣体を用いて直ちに測定した PAR-  $ETR_{\text{rapid}}$  曲線は、それぞれの地衣類の乾燥に伴うものと予想された活性の低下を明確に示した(Fig. 3-6)。8 月 9 日は、全ての地衣種の  $ETR_{\text{rapid}}$  は PAR の増加に伴う急激な増加を示した。*C. delisei* と *F. nivalis* の光-光合成曲線の傾きは 10 日に著しく低下し、11 日以降は全ての PAR での  $ETR_{\text{rapid}}$  がほぼ 0 となった(Fig. 3-6)。*C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の PAR-  $ETR_{\text{rapid}}$  曲線の傾きは 10 日に前日の 50%程度に保たれていたが、11 日以降は、*C. delisei* と *F. nivalis* と同様に全ての PAR での  $ETR_{\text{rapid}}$  がほぼ 0 となった(Fig. 3-6)。*O. frigida* の光-光合成曲線は 11 日と 12 日には低下をみせたものの、8 月 9 日のそれぞれ 75 %、25 % 程度の傾きを保っていた(Fig. 3-6)。

### 3-3-3 野外環境下での光合成電子伝達速度の隔日変化

5 種の地衣類の PAR-  $ETR_{\text{rapid}}$  曲線(Fig. 3-6)に、各測定時の現場環境で記録された PAR 値を挿入して、野外環境下で実現されている調査対象地衣種の正午付近の ETR を推定した(Fig. 3-7)。8 月 9 日は全ての地衣種の ETR が調査期間を通じて最大と推定され、*C. delisei* と *F. nivalis* の ETR は 10 日に低下し、11 日以降はほぼ 0 と推定された。*C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の ETR は *C. delisei* と *F. nivalis* に比べ 11 日までに緩やかに低下したが、11 日以降はほぼ 0 と推定された(Fig. 3-7)。一方、*O. frigida* の ETR は 11 日から 12 日にかけても落ちきらず、この時の光条件下において、降雨中に推定された ETR の 25-50%の値を示した(Fig. 3-7)。

#### 3-3-4 乾燥時の PAR-ETR 応答の日内変化

樹枝状地衣(*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota*)の PAR- $ETR_{rapid}$  曲線は、夜(21:00–23:00)、早朝(3:00–5:00)、日中(14:00–16:00)にかけて大きな変化を示した(Fig. 3-8)。PAR- $ETR_{rapid}$  曲線はいくつかの種で8月11日の日中には光に対して応答がなかったにもかかわらず(参照: Fig. 3-7)、11日夜にはすべての種で応答が検出され、翌日早朝の測定時には照射光に対する応答性はさらに高まっていた(Fig. 3-8)。しかし、続く日中の測定時では $ETR_{rapid}$ は、照射した全てのPARでほぼ検出できないほどまで低下していた(Fig. 3-8)。 *O. frigida* の PAR- $ETR_{rapid}$  曲線も、4種の樹枝状地衣と同様の变化傾向であったが、その変動は樹枝状地衣に比べ小さく、また、12日午後の測定時でも照射光に対する応答性を保っていた(Fig. 3-8)。

#### 3-3-5 乾燥時の地衣類の光合成電子伝達速度の日内変化

地衣類5種の乾燥時での $ETR$ の日内変化の推定値と、PAR- $ETR_{rapid}$  曲線測定時の各種地衣体の含水比を、同測定時に記録されたPARとRHとともにFig. 3-9にまとめた。8月11日18:00でのRHは90%程度であり、その後時間経過とともに上昇し、8月12日0:00から5:00にかけてほぼ100%となり、その後、午後の測定時までの間に85%以下まで減少した(Fig. 3-9a)。夜の測定時の5種の地衣体の含水比は20–30%であった(Fig. 3-9a)。樹枝状地衣4種の含水比は早朝の測定時に40–60%まで上昇し、午後の測定時には20%程度まで低下した(Fig. 3-9a)。一方、*O. frigida*の含水比は大きく変動せず、昼夜を通じて20%程度を保っていた(Fig. 3-9a)。

PARは8月12日0:00から徐々に上昇しはじめ、12日10:00から14:00にかけて $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ となり、その後低下を示した(Fig. 3-9b)。樹枝状地衣4種の $ETR$ は早朝の測定時に最大となり、続く午後の測定時には、ほぼ0となることと推定された(Fig. 3-9b)。これに対し、*O. frigida*の $ETR$ は午後の測定時に最大となると推定された(Fig. 3-9b)。

#### 3-3-6 生育形ごとの水利用の推定

翌2010年8月19日(降雨中)と21日(降雨後の晴天時)の異なる水条件下で、地衣体と大気・基物間の実際の水の移動を明らかにするため、野外調査を実施した。また、地衣類の光合成活性の指標として、PSII 最大量子収率を採取直後に

野外の温湿度条件下で環境中の光を遮断した状態で測定した。8月19日は1.1 mm、20日は2.4 mmの降水量が記録され、その後の降水は記録されなかった。

8月19日の測定時において、3種類の基物(コケ/リター、クラスト、礫)上から採取した *C. delisei* の地衣体含水比には、有意な差は認められなかったのに対し、*O. frigida* の含水比は採取した基物間で異なり、クラスト上の *O. frigida* (54 %) は、ほか2つの基物上のものに比べ有意に低かった(Table 3-1)。測定時の大気-地衣体間の水収支( $WB_{a-t}$ ; %)は、全ての地衣体について正の値を示し、降雨による大気側から地衣体への水の供給があったことが推定され、礫上の *O. frigida* では大気からの水の供給量(33 %)が他の着生基物上の地衣体に比べ少なかった(Table 3-1)。クラスト上の *O. frigida* と *C. delisei* と、リター上の *C. delisei* の地衣体-基物間の水収支( $WB_{s-t}$ ; %)は負の値を示し、地衣体から基物への水の移動があったと推定され、クラスト上の *O. frigida* からは、大気からの供給量(89 %)の半分以上の水(-45 %)が基物に移動していた(Table 3-1)。降雨時のPSII最大量子収率は、礫上の *O. frigida* (0.16)を除き、0.3–0.4の値が測定された(Table 3-1)。

8月21日の測定時において、3種類の基物上の *C. delisei* の含水比には、有意な差は認められなかったのに対し、*O. frigida* の含水比は着生基物間で異なり、クラスト上の *O. frigida* (19 %)は、ほか2つの基物上のものに比べ有意に高かった(Table 3-1)。全ての大気-地衣体間の水収支が負の値を示したことから、降雨停止後には地衣体から大気中へ水が移動していたと推定され、このうちクラスト上の *O. frigida* の大気-地衣体間の水収支は-47 %と、他の地衣体(-100 %前後)に比べ小さなものであった(Table 3-1)。*C. delisei*、*O. frigida* とともに全基物上の地衣体-基物間の水収支は19日の測定時に比べ非常に小さい値を示したものの、*O. frigida* は全ての基物上で正の値を示し、全着生基物から地衣体への水の移動があったと推定された(Table 3-1)。特に、クラストからは12 %と、他の基物の2倍以上の水の移動があったと推定された(Table 3-1)。全サンプルのPSII最大量子収率は、クラスト上の *O. frigida* を除き、ほぼ0であった。これに対し、クラスト上の *O. frigida* のPSII最大量子収率は0.33と、19日と同程度の値が測定された(Table 3-1)。

### 3-4 考察

高緯度北極生態系において、無雪期間の利用可能な水が植物の光合成活動および生育の主要な制限要因となっていると考えられている(Longton 1988)。コケ植物と地衣類は、高緯度北極域における代表的な先駆生物であり、氷河後退で出現した裸地にもいち早く定着し、繁殖している光合成活動を営む生物群である。本研究を実施したような氷河後退域は、降水や露に加え、積雪や氷河の解け水が供給されるため、水の制限は小さい可能性もある。しかし氷河後退域においても、降雨による水供給が乏しい夏季にはコケ植物や地衣類の光合成生産の制限要因となっていることが指摘されており(Uchida et al. 2006)、第2章での観測結果、ならびに本章の2回の観測結果は、調査域に優占する地衣類5種とそれらを外囲する水環境が、降雨の停止後から急速に乾燥していく実態を捉えたものである。第2章で論じたように、本調査域における無雪期間の降水は少量ながら短期的に数回観測されるが、降水が無い乾燥化が進行する期間はしばしば1週間以上継続することもある(Fig. 2-16)。したがって、2回の調査により捉えられた降雨から乾燥に至るまでの環境変動は、この環境下に生育する地衣類が、無雪期間において繰り返し受けているものと考えられる(Fig. 3-2a, b, c, d, e)。

調査を行った5種の地衣類が着生していた基物の体積含水率( $VWC$ ;  $\text{ml}/\text{cm}^3$ )は、正午過ぎの隔日測定において、降雨の停止から日経過に伴い減少を示していたが、第2章での調査結果と同様に、クラストがリター類(維管束植物/リター、コケ/リター、混合物リター)に比べ高い値を保持する性質があることを示していた(Fig. 3-3a)。このような乾燥に伴うそれぞれの基物の水ポテンシャル( $WP$ ;  $\text{MPa}$ )は、リター類は8月12日、クラストは14日に $-30 \text{ MPa}$ 程度に達するものと推定され、この値は第2章 Table 2-4 で示した各基物の変曲点の水ポテンシャル値付近だったことより、リター類は降雨停止から1日、クラストは3日程度で降雨によりそれぞれに蓄えられた自由可動水のほとんどが失われていたと推察される(Fig. 3-3c)。これに対し、それぞれの基物の上に着生していた5種の地衣体の含水比( $WC$ ;  $\%$ )は、降雨量が弱まった8日から9日にかけて急速に低下し、降雨停止から1日で第2章 Table 2-7 で示した各種地衣体の変曲点の含水比(20%程度)までに急速に低下した(Fig. 3-3b)。Fig. 3-3e に示す各調査時の水ポテンシャル差は、基物の水ポテンシャルが地衣体より高い値を示していたことより、それぞ

れの基物はその上に着生する地衣体に比べると水保持に優れ、降雨後の乾燥に至る過程においては、含まれる水を地衣体側に移動させるポテンシャルを持つと考えられた。

4種の樹枝状地衣(*Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia arbuscula* ssp. *miti*, *Cladonia pleurota*)の  $ETR_{rapid}$ -PAR 曲線の隔日変化は、*Cladonia* 属の2種がその他2種に比べ減少する過程は緩やかであったが、降雨量の減少から2日程度でどの光強度でもほぼゼロとなった(Fig. 3-6)。北極の地衣種は野外条件下でしばしば厳しい乾燥に曝された場合、地衣体の含水比が15%以下までに低下することもあり、その時の地衣類の光合成活性を示さないことが報告されている(Lange 2003, Barták et al. 2005, Reiter et al. 2008)。また、*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis* に関しては地衣体の含水比と光合成生産の関係がガス交換法を用いた室内実験により調べられており、いずれも含水比が20–40%以下になるとガス交換法の検出限界以下まで光合成活性が低下、もしくは停止することが知られている(Lechowicz and Adams 1973, Schipperges 1992, Uchida et al. 2006)。野外条件下で正午過ぎに測定された、4種の樹枝状地衣の含水比は、いずれも降雨が停止してからわずかな日数で、これらの光合成活性が低下、もしくは停止すると予想される含水比を下回っていた。したがって、4種の樹枝状地衣の光合成活性の低下並びに停止は水欠乏によるものと考えられた。これに対し、固着地衣 *Ochrolechia frigida* の含水比は樹枝状地衣4種と同様に乾燥化の進行に伴った低下を示したが、その  $ETR_{rapid}$ -PAR 曲線が光に対して応答を見せなくなるまでの期間は他4種に比べ長いものであった(Fig. 3-6)。これは *O. frigida* については他4種に比べ低含水量でも光合成活性を発揮できる、もしくはその外部形態の違いより着生する基物からの水を獲得することで含水量を高く保つため光合成活性が保持される可能性が推察された。

日内変化の調査で測定された4種の樹枝状地衣の光-光合成曲線は、午後の測定時には水欠乏と思われる光合成の制限を受けていたものの、これら4種の含水量と光合成活性は、ともに夜から早朝にかけて回復を示した(Fig. 3-8, Fig. 3-9ab)。先行研究により、一部の緑藻を共生藻とする地衣類は、野外条件下において湿度が十分に高まったとき、周囲の大气から水を獲得することで、光合成活性を回復させることが明らかにされており、また本研究の調査結果と同様に、湿度の日内変化に沿って光合成活性も変化することが報告されている (Lange et al. 1994, Lange et al. 2001, Green et al. 2002, Reiter et al. 2008)。第2章での実験結果

より、樹枝状地衣の生育形をもつ4種の地衣体は、分枝することで大気との接触面積を拡大させており、その能力として湿潤大気(RH 100%)から風乾状態の地衣体内に1時間以内に含水比20%以上に達するほどの水を獲得できるものであった。したがって、今回の調査時のように夜間から早朝にかけての5-6時間の間、相対湿度(RH; %)が99%以上{大気の水ポテンシャル( $WP$ ; MPa)  $\approx 0$  MPa}に上昇し、大気中の水蒸気量の飽和状態が持続した場合(Fig. 3-2b, c, d, e)、光合成を行なうことができる地衣体含水比20%以上にまで増加させることは可能であると推察される。そのため、4種の樹枝状地衣の光合成活性は、湿度および水ポテンシャルの上昇に伴う地衣体内の含水量の上昇により、夜から早朝にかけて回復を示したと考えられた(Fig. 3-8, Fig. 3-9a, b)。また、樹枝状地衣は早朝に大気中から水分を獲得できるが、RHが90%を下回り、地衣体の水ポテンシャルよりも小さくなると容易に水を大気中に失うだろうということも、前章 Fig. 2-13b に示す実験結果から予想される。Fig. 3-9a のような晴天時での樹枝状地衣4種の光合成活性の日中低下は、大気中の水分条件の急減に伴って地衣体から水が失われたことで低下が導かれたものと推察された。これに対し、大気との接触面積が少ない *O. frigida* は、地衣体の含水比は乾燥期の夜から早朝には大気中の湿度上昇に伴う含水比の顕著な上昇は示さなかった(Fig. 3-9a)。第2章での実験で明らかのように、風乾されほとんど地衣体内に水を含まない状態であれば、*O. frigida* は湿度飽和状態の大気との水ポテンシャル差は地衣体側へ水が移動する状態にはなるが、数時間では地衣体の含水量としてせいぜい含水比10%程度までの水分獲得しか成しえないことが明らかである(Fig. 2-13a)。含水比-水ポテンシャル曲線回帰で示された本種の変曲点は、含水比20%程度であったことを考慮すると(Table 2-7)、*O. frigida* の地衣体は、深夜から早朝にかけて6時間程度飽和状態が継続していた日周期的な水分条件の増減を示す大気からは、細胞間を満たす以上の十分な水分を獲得できないと考えられる。

Fig. 3-5 に示した地衣類5種のPSII最大量子収率は野外環境下でそれぞれの地衣種が示していた含水比の変化に伴い、飽和型の曲線を描くように増減を示した。これはこれら地衣類の光合成活性が、少なくともその初期過程においては、地衣体含水比の変動によって強い制限を受けていることを示すものである。降雨停止後の乾燥時において、樹枝状地衣は大気中の湿度変化に応じて含水量が変動し光合成活性が増減する、一方で *O. frigida* は着生基物であるクラストに含まれる水の影響が考えられたため、次に地衣体と基物間の水収支の推定を行な



った。

降雨後の乾燥時において、3種類の基物上(礫、コケ/リター、クラスト)から採取した *C. delisei* の含水比の間には有意な差は認められなかったのに対し、*O. frigida* の含水比はクラスト上から採取した地衣体が、2種類の基物上のものに比べ高いものであり、このクラストから採取した *O. frigida* の PSII 最大量子収率は降雨初期での測定値と同程度の値を示した(Table 3-1)。また、この時の地衣体-基物間の水収支は *C. delisei*, *O. frigida* とともに礫、リター、クラストの順で大きくなり、クラストから *O. frigida* への水の移動量は地衣体含水比に換算すると、他の基物の2倍以上の水の移動量が推定され、また、大気への移動量は他の基物上のものに比べ少なかった(Table 3-1)。第2章においても、*O. frigida* はその基物との着生面積が相対的に大きい特徴から樹枝状地衣に比べ着生する基物からの水の獲得に優れることが推察されている。Gaßmann and Ott (2000)は *O. frigida* の地衣体下部にある小突起構造が基物との接触面積を拡大していることから、基物からの水獲得を向上させ、その光合成期間を延長させるだろうと推察しており、本研究で行なった乾燥期の水収支と PSII 最大量子収率の測定結果は、Gaßmann and Ott の示す推察の正当性を実証するものである。降雨後の乾燥時において、3種類の基物上での *O. frigida* の含水比がクラスト>コケ/リター>礫の順で高く、その序列が第2章で考察した各基物の水分保持性に従っていたことから、本種が着生基物から水を獲得していることを支持する結果であろう。以上の結果より、降雨後の乾燥に至る過程において、*O. frigida* は最も水の保持に優れる基物であるクラストから水分を得るとともに、クラスト上の大気湿度も他の基物上に比べ湿潤に保たれることで地衣体から大気中への水の蒸発も抑制されるため、他の基物上のものに比べ高含水比に保たれる期間が長期化すると考えられる。

地衣類は、それらが生育する場所の光条件と含有する地衣成分に基づいて、種ごとに陽生地衣と陰生地衣に区別されることがある(Solhaug et al. 2003, Gauslaa and Solhaug 2004)。北極の氷河後退域に生育する地衣類は、直射光に曝される裸地に生育するため、従来の区分では陽生地衣に区分される。一方で、研究例は多くないが、裸地に生育する地衣類においても光-光合成応答の特徴から強光下での光合成に適する陽生地衣 (Lange and Green 1996, Barták et al. 2005) と、弱光下での光合成に適する陰生地衣(Demmig-Adams et al. 1990) を区別することもある。本研究では、十分に吸水させた5種の地衣体の光-光合成曲線の測

定結果から、それらの光-光合成曲線にそれぞれ強光阻害を見せないタイプと、強光阻害を起こすタイプの、2つの異なった応答が認められた(Fig. 3-4)。光-光合成応答の特徴の区別を当てはめると、*O. frigida* は非強光阻害のタイプの陽生型で、4種の樹枝状地衣は強光阻害のタイプの陰生型の応答と考えられる。樹枝状地衣4種の電子伝達速度(*ETR*;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )は光合成有効放射(*PAR*;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  でいずれも最大となり、この *PAR* 値は晴天の調査地の夏期乾燥時の早朝に記録された *PAR* 値と同程度であった(Fig. 3-2a, Fig. 3-4, Fig. 3-9b)。一方、*O. frigida* の光-光合成曲線は、晴天時の正午付近に地表付近で反射光を含んで記録された *PAR* と同程度の 2500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  でも強光阻害を示さなかった(Fig. 3-2a, Fig. 3-4)。これらの結果は調査地において、5種の地衣類にとって、もし夏の晴天時に水ストレスを受けない湿潤な環境が存在した場合、4種の樹枝状地衣は日中には大きな強光阻害を受けてしまうリスクがあることを意味するものである。

地衣類は一般的に、地衣成分により有害な紫外線や過度な強光を遮断するなど、光阻害を避ける様々なメカニズムを持っており、地衣体が乾燥した状態でそれらの遮断効果が高まることが知られている(Solhaug et al. 2003, Gauslaa and Solhaug 2004)。本研究において、野外で測定した *ETR<sub>rapid</sub>-PAR* 曲線(Fig. 3-6, Fig. 3-8)が十分に吸水させて測定した *ETR-PAR* 曲線(Fig. 3-4)と異なっており、この要因の1つとして地衣体が乾燥することで、地衣体内で光合成を行なう共生藻に届く光が軽減されていた可能性が高い。本調査で観測されたように、夏の晴天時に湿度と温度が極端に日変動し、大気中の水分条件が大きく低下するような乾燥している環境では、大気との接触面積が大きい樹枝状地衣では早急に脱水が進行する。このような乾燥が急速に進行する環境では乾燥に伴う光エネルギーの遮断は光合成システムの強光ダメージからの防御上、極めて重要な現象である。

調査を行なった樹枝状地衣4種の *ETR* の最大値が、いずれも早朝の日射量と同程度で達せられ、固着地衣 *O. frigida* よりも弱光利用効率が高い応答を示したことは、水条件に光合成生産の制限を受ける氷河後退域で、降雨時や日周変動する湿度と水ポテンシャルにより大気から水が獲得できる早朝の弱光下に、より効率よく光合成生産を行えることを意味するものである。これに対し、固着地衣 *O. frigida* は、強光耐性もしくは強度の直射光で光合成を行なえる光適応システムを持つために、水環境としては最も湿潤なクラスト上においては、乾燥

化が進行する初期にはクラスト中に含まれる水分を得ながら、日射の強い日中でも阻害を受けずに光合成活動を営むものと推察された。

本章の研究結果は調査地で優占していた地衣種は、その形態的特徴や着生する基物がつくる水環境に応じ、それぞれが水の獲得可能な時の光条件での光合成活動が効率のよいものになっていることを示すものである。本章までに明らかとなった地衣類 5 種の光合成応答の特徴や光合成活動は、いずれも地衣体内に構築された水環境の下でそれぞれの地衣種の共生藻がなしえたものであろう。次章では地衣体という共生体形成が共生藻の水環境にどのような作用をもたらしているのかさらに検討を進めるべく、地衣体から共生藻の分離を試み、それぞれの共生藻の光合成応答の特性を実験的に究明した。

## 第4章 共生藻の光合成の特徴と地衣化の影響

### 4-1 背景と目的

地衣類の光合成は地衣体内に存在する共生藻が担っている(Fig. 1-1)。第3章で調べた地衣種ごとの光-光合成応答は、地衣体内に構築された環境の下での共生藻の光合成活動を示したものではあるが、その応答性にみられた特徴が共生藻自体のもつ能力に由来したものか、もしくは地衣体内に構築された環境の違いで共生藻の光合成活動に差異が生じたものなのかは、地衣体の応答性のみでは究明できない。

様々な研究者は、共生菌は共生藻が活動しやすい住処を提供しているとの考のもとに研究を進めてきた(e.g. Ahmadjian 1993, Nash 2008, Honegger 2009)。共生菌類が密になって形成する地衣体を取り巻く菌層(皮層)は、特に乾燥状態で遮光効果を高めることが知られており、地衣体内に存在する共生藻を強光や有害な波長光から防御しているであろうと古くから推察されてきた (Ertl 1951)。近年の研究では、皮層に含まれる地衣成分が、紫外光を吸収し、地衣体内部の共生藻に届かないようにするため、強い紫外線に曝される高緯度地域でも地衣類が繁栄できる要因の一つとなっているとの指摘もなされている(Solhaug et al. 2003, Gauslaa and Solhaug 2004)。また、皮層をはじめ共生菌が構築する地衣体内外の構造や、生育形ごとに異なる地衣体内の共生藻の位置的な違いは、内部の共生藻の水分状態にも大きく影響することが指摘されている(Nash 2008, Honegger 2009)。共生菌が構築する地衣体の微細な組織構造や、組織ごとの含有成分の違いにより、地衣体内に親水性と疎水性の組織が形成されるため、利用できる水の乏しい極地においては、地衣種ごとの組織構造の差異が外圍環境から地衣体内への水の獲得および光合成活動に強く影響することも指摘されている(Honegger 2009)。前章までの研究結果より、調査域の地表面構成要素上で優占的に生育している地衣類は、種ごとに陰生型と陽生型という十分に吸水した状態において異なる光合成応答を示し、また、地衣体の生育形(外部形態)の特徴を生かし、降雨後の乾燥化が進行する期間において、着生基物や大気といった外圍環境から水分を獲得することで、地衣体内の水分状態を光合成可能なレベルの含水量に保つ事が示唆された。これらの結果は共生菌が共生藻に活動しやすい環境を提供した結果を示唆するものだが、その検証には直接的な証拠が必要で

ある。

本章では、まず分子生物学的手法により、5種の地衣類の共生藻種を検討した。同時に、5種の地衣種の地衣体組織構造に注目し、地衣体内での共生藻の配置、および共生藻を取り囲む菌糸構造の観察を行った。さらに、地衣体から共生藻を分離し、実験室内で共生藻自身の光・水条件の変化に対する光合成応答を調べ、第3章で調査した各種地衣体の光合成応答との比較を通じて、その共生関係による光合成への影響を調べた。

## 4-2 方法

### 4-2-1 試料の採取と保管

調査対象と定めた 5 種の地衣類(*Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*, *Cladonia pleurota*, *Ochrolechia frigida*)を 2010 年の 7 月に Fig. 2-1 に示す破線で囲んだ区域内で採取し、風乾させたのち冷蔵状態(4 °C 以下)で日本に持ち帰り、冷蔵庫(4 °C)と冷凍庫(-40 °C)内で保管した。

### 4-2-2 共生藻種の検討と顕微鏡観察

保管していた 5 種の地衣体試料(風乾時の重量で 10 mg 以上)と、4-2-3, 4-2-4 で後述する「5 種の地衣体から分離したそれぞれの共生藻」からゲノム DNA 抽出をおこなった。抽出法は DNeasy Blood & Tissue Kit (Qiagen, Hilden, Germany)のプロトコールに従った。地衣類試料では 1 種について 3 つの地衣体からゲノム DNA 抽出と DNA 解析を独立に行なって、再現性を確認した。分離した共生藻試料に関しては、各種についてひとつの試料での DNA 抽出・解析を行った。しかし、*O. frigida* より分離した共生藻のみ、後述する 4-2-4 測定後の保管時にサンプルを紛失してしまったため、この抽出・解析に用いることができなかった。

rDNA 遺伝子の Internal Transcribed Spacer(ITS)1-5.8S-ITS2 領域を、algal-specific プライマー nr-SSU-1780-5'(5'-CTGCGGAAGGATCATTGATTC-3', Piercey-Normore and DePriest 2001) およびユニバーサルプライマー ITS4-3'(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3', White et al. 1990) を用いて Polymerase Chain Reaction (PCR)反応を行なって増幅した。PCR 反応は Ex taq<sup>TM</sup> Polymerase (Takara Biochemicals, Otsu, Japan)を用いて、94 °C 180 秒で変性させたのち、94 °C 45 秒、52 °C 45 秒、72 °C 90 秒のセットを 35 サイクル行い、その後 72 °C 7 分の伸長反応を行った。DNA 断片の塩基配列を決定するために、BigDye<sup>TM</sup> Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction 反応液(Applied Biosystems, Foster City, CA, USA)と上記プライマーを用いて cycle sequencing を行い、反応産物をエタノール沈殿させた。塩基配列の決定は、ABI PRISMTM 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Tokyo, Japan)を用いて行なった。得られた塩基配列は、NCBI DNA データーバンク(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)で BLAST を用いた相同性検索を行った。さらに、決定した塩基配列に対しては複合アライメントを行い、General Time-Reversible model (GTR)を使用した最尤法を用いて系統樹を作成し

て分子系統解析を行なった。クレイドの精度は 1000 回のブートストラップによって推定した。

樹枝状地衣(*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota*)はFig. 4-1a, b, c, dに示す上・中・下部、固着地衣(*O. frigida*)は上・下部(Fig. 4-1e)に分け、地衣体の切片を作り、各部位の共生藻密度を、落射蛍光顕微鏡(Olympus BX51, Tokyo, Japan)を用いて、青色励起で発せられる赤色のクロロフィル蛍光を識別することにより、接眼マイクロメーター格子 (25×25 μm) 内の共生藻をカウントすることで求めた(Fig. 4-1f)。地衣体内部の組織(上・下皮層、髓層、藻コロニー、藻コロニー上部菌層)の形態的特徴は、共生藻密度が最も高いと判断された部位において、組織内部を撮影するとともにそれぞれの組織の厚さを測定した。

#### 4-2-3 地衣体からの共生藻の分離

Kosugi et. al. (2009)の手法を参考に、5種の地衣体からの共生藻の分離を行なった。地衣体を Buffer A (25mM 2-(N-morpholino)ethanesulfonic acid-NaOH (pH 5.5))で 120 分以上吸水させ、氷上に置いた乳鉢と乳棒ですり潰した。すり潰した溶液をナイロンメッシュ(穴径: 150 μm)でろ過し、ろ液を回収し遠心した(himac CR15D, Hitachi Co., Tokyo, Japan; 5000 × g, 12 分間 4 °C)。緑色の沈殿物を Buffer A に懸濁し、再び遠心(5000 × g, 12 分間 4 °C)させ、この操作を 3 回行うことで地衣成分を洗浄した。その後、沈殿物を Buffer A に懸濁し、氷上に 10 分間静置した後、液相を回収した。沈殿物には共生藻が菌体と絡んだ状態で多量に存在していたので、これをガラス製ホモジナイザーですり潰したのち、再度、氷上で 10 分間静置する液相の回収を繰り返した。回収した全ての上清を 5000 × g, 12 分間 4 °C で遠心し、再度 3 回の洗浄を行ない、緑色の沈殿物を得た。

得られた沈殿物を少量の Buffer A で懸濁した後、予め 20,000 × g, 4 °C で 40 分間遠心して密度勾配を形成させた 100% パーコール (GE Healthcare, Buckinghamshire, England)に上層し、17000 × g、4 °C で 20 分間遠心した。共生藻は上層に留まるが、共生菌の大部分は沈殿物となった。共生藻が含まれる上層のみを回収し、Buffer A を加えて遠沈し(5000 × g, 12 分間 4 °C)、余剰のパーコールを洗浄除去した。再度、沈殿物を少量の Buffer A に懸濁し、今度は予め 20000 × g、4 °C で 40 分間遠心して密度勾配を形成させた 80%パーコールに上層し、17,000 × g、4 °C で 20 分間遠心した。遠心後、共生藻が含まれた層が 2 つ現れ、下の藻のみを回収した。これを Buffer A で遠心して(5000 × g, 12 分間

4 °C)パーコールを洗浄した後、沈殿物を少量の超純水(Milli-Q 水)に懸濁し、小型遠心機(Chibitan II, Millipore, Tokyo, Japan)で遠心した(5200 × g, 5-10 秒間 24 °C)。超純水による洗浄操作は3回繰り返した。この操作で得た藻類分画は測定に使用するまで水中もしくは冷蔵庫(4 °C)で保存した。測定時には3時間以上実験室内の温度(24 °C)に置いてから使用した。

#### 4-2-4 光-光合成曲線の測定と解析

分離した共生藻を、超純水中で12時間吸水状態を維持したものを実験に用いた。室温環境(24 °C)で3時間以上静置した試料を、パルス変調クロロフィル蛍光測定装置(Water-PAM)の測定用キュベットに入れ、3-2-5 で記した地衣体の光合成活性の測定と同じ手法で、Water-PAM と WinControl を用いた光合成有効放射量(PAR;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )-電子伝達速度(ETR;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )曲線の測定を行った。得られたデータは Fig. 3-4 で示した地衣体の PAR-ETR 曲線と同様に KaleidaGraph ver. 3.6 for Mac 上で式(30)に曲線回帰した。

得られた地衣体および分離した共生藻の PAR-ETR 曲線は、比較を容易にするため、各 PAR-ETR 曲線の最大電子伝達速度( $ETR_{\max}$ ;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )で標準化し、グラフ化した。なお、この曲線から式(33-35)で求められる光合成パラメータを求め、地衣体-共生藻、および共生藻類間の光合成特性を検討した。

$$\alpha = 1/c \quad (33)$$

$$ETR_{\max} = \left[ b + 2(ac)^{0.5} \right]^{-1} \quad (34)$$

$$E_k = ETR_{\max} / \alpha \quad (35)$$

$\alpha$  は光-光合成曲線の初期傾斜(光合成電子伝達効率)、 $E_k$  は飽和光強度( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )を表す(Fig. 4-2a)。ただし、式(33-35)は、強光障害を強く示す PAR-ETR 曲線の光合成パラメータ計算に用いられるものであり、Water-PAM での最大出力の PAR 値でも ETR が大きく低下しなかった *O. frigida* の  $\alpha$  および  $E_k$  推定には不適切であったため、結果には示さなかった。

共生関係による強光障害の回避程度は、光強度  $1004 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と  $1630 \mu\text{mol}$



$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ での、地衣体および共生藻のそれぞれの  $ETR_{max}$  で標準化したときの相対  $ETR$  値を利用して検討した。共生体である地衣体と分離した共生藻の  $1004 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  および  $1630 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  光強度下での  $ETR$  の差( $dETR_{t-p}$ ; %, Fig. 4-2a)を、下記の式で求めた。

$$dETR_{t-p} = ETR_{thalli} - ETR_{photobiont} \quad (36)$$

$ETR_{thalli}$ 、 $ETR_{photobiont}$  は、最大電子伝達速度で標準化した地衣体と共生藻の光-光合成曲線の  $1004 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と  $1630 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  での相対  $ETR$  である。

#### 4-2-5 含水比-光合成曲線の測定と解析

地衣体と、時計皿にのせた共生藻を、実験室内の暗所 (24 °C)で徐々に乾燥させていきながら、パルス変調クロロフィル蛍光光度計(PAM-2100, WALZ, GmbH, Effeltrich, Germany)を用いて  $ETR$  測定を行った(照射光 PAR 強度  $96 \mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 照射時間 10 分間)。 $ETR$  測定後、ただちに精密天秤(XP205, Mettler Toledo, Columbus, OH, USA)で重量( $FW$ ; g)を測定した。それぞれの地衣体および共生藻で試料を乾燥させていきながら、 $ETR$  測定および重量測定を繰り返した。複数回の実験を繰り返し実施した後、すべての地衣体と時計皿にのせた分離した共生藻試料を凍結乾燥器(EYELA Freeze dryer FDU-810, Tokyo Rika Kikai Ltd., Tokyo, Japan)で 24 時間乾燥させ、乾燥重量( $DW$ ; g)を求め、各  $ETR$  測定時の含水比( $WC$ ; %)を(5)式で算出した。測定を行なった各種地衣体及び分離した共生藻ごとの含水比と  $ETR$  の関係を KaleidaGraph 上で相関の有為差検定を行なったところ、含水比と  $ETR$  は正の相関関係( $P<0.05$ )を示し、含水比に対する  $ETR$  の変化は飽和型の曲線を示したことより下記の式(Thornley 1976)で曲線回帰した。

$$ETR_{(WC)} = \frac{\alpha WC + ETR_m - \{(\alpha WC + ETR_m)^2 - 4\theta\alpha WC ETR_m\}}{2\theta} \quad (37)$$

$ETR_{(WC)}$  はある含水比の時の  $ETR$ ,  $\alpha$  は含水比- $ETR$  曲線の初期傾斜,  $ETR_m$  は  $ETR$  の漸近値、 $\theta$  は定数(0.8)を示す。(37)式より、含水比 0-150%間で 0.5%ステップごとの  $ETR_{(WC)}$  を計算し、 $ETR_{(WC)}$  の逆数( $1/ETR_{(WC)}$ )と含水比との関係をグラフ上に描き、光合成と含水量の関係の解析を行った(Fig. 4-2b)。地衣体および分

分離した共生藻の含水比ごとの  $ETR$  の測定値より、含水量不足による光合成制限が生じないと判断された含水比 40-50%間の  $1/ETR_{(WC)}$  を最小二乗法で直線回帰した直線から、含水比の低下に伴い 0.05 以上離れてしまう点を、光合成活性の低下が始まる含水比(活性低下含水比; %)とみなした(Fig. 4-2b)。また、 $1/ETR_{(WC)}=0$  となる含水比を、光合成停止含水比(活性停止含水比; %)として求めた。

#### 4-2-6 湿度変化に対する光合成応答の測定

Braun and Braun (1958)と White and Zar (1968)を参考に、24 °C 条件で相対湿度 (RH) 95 %になるようにグリセリン溶液(比重 1.04 g/cm<sup>3</sup>)を調整した。密閉したプラスチックケース(直径 9.5 cm, 高さ 5.5 cm)の底に純水を入れ、容器内の RH が 99 %以上に安定した後、風乾状態の試料(地衣体と時計皿にのせた分離した共生藻)を入れた。12 時間経過後、3-2-5 と同様の設定操作で PSII 最大量子収率(PSII yield<sub>RH100%</sub>)を測定し、即座に精密天秤で重量( $FW$ ; g)を測定した。測定後、グリセリン溶液を入れ RH 95 %に安定させたプラスチックケースに試料を移し、さらに 12 時間経過後、再び PSII 量子収率(PSII yield<sub>RH95%</sub>)と重量( $FW$ ; g)を測定した。測定終了後、地衣体と時計皿にのせた共生藻を凍結乾燥器で 24 時間乾燥して乾燥重量( $DW$ ; g)を求め、(5)式により RH 100%と 95%での含水比( $WC_{RH100\%}$ ,  $WC_{RH95\%}$ ; %)を計算した。RH 100 %から 95%に下げた時の含水比と PSII 最大量子収率の変化率( $cWC$ ,  $cPSII$  yield)を、下記の式で求めた。

$$cWC = WC_{RH95\%} - WC_{RH100\%} \times 100 \quad (38)$$

$$cPSII\text{yield} = PSII\text{yield}_{RH95\%} - PSII\text{yield}_{RH100\%} \times 100 \quad (39)$$

#### 4-2-7 統計処理

4-2-2 で計測された地衣体の各部位間の共生藻密度の差と、4-2-4 で測定された各種地衣体と分離した共生藻間の各光合成パラメータ( $\alpha$ ,  $Ek$ ,  $dETR_t-p$ )の差を KaleidaGraph ver. 3.6 for Mac の Tukey HSD Post hoc 法により検定し、 $P<0.05$  を有意な差が認められたと判断した。

## 4-3 結果

## 4-3-1 5種の地衣類の共生藻と地衣体内の構造的特徴

5種の地衣体および地衣体から分離した共生藻類由来の rDNA 遺伝子の ITS1-5.8S-ITS2 領域塩基配列の相同性検索および分子系統解析の結果、5種の地衣類はそれぞれ1種の藻類を共生させ、その藻類は *Trebouxia* 属と *Asterochloris* 属の4種の藻類からなると判断された(Table 4-1, Fig. 4-3)。共生藻の塩基配列を NCBI DNA データーバンクで相同性検索した結果、*Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida* の共生藻は、それぞれ *Trebouxia jamesii*, *Trebouxia* sp. Mayrhofer13.702 と、*Cladonia* 属の2種(*Cladonia arbuscula* ssp. *mitis* と *Cladonia pleurota*)の共生藻は、いずれも同一の *Asterochloris irregularis* と 99%以上の高い相同性を示した(Table 4-1)。一方、*Cetrariella delisei* の共生藻は *Trebouxia simplex* と最も近い塩基配列を持っていたが、今回解析した DNA 領域の相同性は 88 % と低かった。この原因として *C. delisei* の共生藻は *Trebouxia* 属もしくは近縁の *Asterochloris* 属に含まれるものの、データベースには未登録の種である可能性が考えられたため、さらに分子系統解析を行った。

分子系統解析の結果、*Trebouxia* 属と *Asterochloris* 属は異なるクレイドを形成し、*C. delisei* の共生藻は *Trebouxia* 属のクレイドに含まれたことより、この共生藻種を *Trebouxia* sp. と判断した。また、Fig. 4-3a において *C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の共生藻は、データベース上に登録されている他の *Asterochloris* 属との種間の差が明確ではなかったため、同属内のみで再度分子系統解析を行ってみた。その結果、Fig. 4-3b に示す通り *Asterochloris\_photobiont\_FM945376* と最も近縁であると判断された。しかし、その他の *Asterochloris* 属の種ともほぼ同様な塩基配列を有していた。

Fig. 4-1(a-e)に示す5種の地衣体の部位(上・中・下部)間の共生藻密度を比較した結果、*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis* は上部の共生藻密度が中・下部に比べ有意に高い値を示し、他2種についても下部に比べ上・中部での共生藻密度値が高くなる傾向を示した(Table 4-2)。共生藻類密度の高い部位での地衣体の厚さは *C. delisei*, *F. nivalis* が 1 mm 以上であるのに対し、同じ樹枝状地衣の *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota* は 0.3 mm と、薄かった。切片の顕微鏡観察の結果、*C. delisei*, *F. nivalis*, *O. frigida* には明瞭な上・下皮層があり(*O. frigida* は上皮層のみ)、その間に挟まれた髓層に共生藻が点在するのに対し(Table 4-2, Fig.

4-4a, b, e)、*C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota* には上・下皮層が確認できず、共生藻は地衣体外部側面に、まばらな菌糸に囲まれてコロニー状に点在していた (Table 4-2, Fig. 4-4c, d)。

#### 4-3-2 地衣体および共生藻の光-光合成応答の特徴

各種地衣体とそこから分離した共生藻の、光合成有効放射(PAR;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )の変化に伴う電子伝達速度(ETR;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )の相対値の変化を回帰した曲線を、Fig. 4-5 に示した。分離した共生藻はそれらの地衣体とそれぞれよく似た PAR-ETR 曲線を描き、*O. frigida* の地衣体およびそれから分離した共生藻の曲線は、他の4種の地衣体およびそれらから分離した共生藻のものと比較して、飽和光強度が大きく傾きが緩やかであり、 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上でも大きな ETR の低下を示さなかった (Fig. 4-5)。回帰曲線から得られた光合成パラメータの平均値に関し、いずれの地衣種でも今回の実験繰り返し回数では顕著な差があるとは認められなかった (Table 4-3)。しかしながら、*C. delisei*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota* から分離された共生藻の PAR-ETR 曲線は、それぞれの地衣体に比べ、飽和光強度( $E_k$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )値が低くなる傾向を示し、 $E_k$  よりも強光になった場合の ETR の低下が同じ強光条件下では地衣体に比べ大きなものであり、 $1004 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  および  $1630 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  光強度下で地衣体と分離共生藻の ETR の差 ( $dETR_{t-p}$ )より、地衣化することで30%程度の ETR 低下の軽減が認められた (Table 4-3)。また、これら3種の初期傾斜  $\alpha$  は地衣体で測定した場合に得られたものが共生藻のものよりも小さくなる傾向(傾きが緩やかになる傾向)があった (Table 4-3)。この3種に比べ *F. nivalis* の  $E_k$  と  $\alpha$  は、これらから分離された共生藻との間で、それぞれ大きく変わらないものであり、*O. frigida* の光合成パラメータは計算できなかったが、測定された PAR-ETR 曲線の特徴より *F. nivalis* と同様に分離した共生藻類と地衣体の PAR-ETR 曲線はほとんど同様のものではあった (Fig. 4-5, Table 4-3)。

#### 4-3-3 地衣体および共生藻の水-光合成応答の特徴

##### (1) 含水比-光合成曲線の解析

各種地衣体とそこから分離した共生藻の含水比(WC; %)-ETR 曲線を Fig. 4-6a, b に示した。各種地衣体および共生藻の ETR は含水量の低下に伴って低下し、やがて停止したが、地衣体と分離した共生藻の WC-ETR 曲線は一致せず、また、

地衣体と分離した共生藻それぞれについて種間での違いも認められた。地衣体で見た場合、含水量の低下に伴って *ETR* が顕著に低下し始めるのは、地衣体の含水比が 20-30 % の状態であった(Fig. 4-6a, b, Table 4-4)。活性停止含水比は地衣体では樹枝状地衣 4 種が約 20 % で、固着地衣の *O. frigida* はそれら 4 種に比べ極めて低含水比側(2 %)まで *ETR* が検出された(Fig. 4-6a, b, Table 4-4)。一方、それぞれの共生藻が示した活性低下含水比は、4-3-1 で上・下皮相には含まれた髄層に共生藻が存在した *C. delisei*、*F. nivalis*、*O. frigida* から分離した共生藻が示した活性低下含水比は 30%程度と地衣体の示した値と同等か、やや高かったのに対し、地衣体表層に菌糸に包まれた状態であった *C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* から分離した共生藻の活性低下含水比は 10-20%程度と地衣体が示したものより値が小さくなっていた(Fig. 4-6a, b, Table 4-4)。

5 種の地衣体より分離した共生藻ごとの水-光合成応答の比較のため、*WC-ETR* 曲線を逆数プロットおよび片対数プロットし、活性低下含水比・停止含水比を比較した(Fig. 4-7, Table 4-4)。同一種の緑藻を共生藻としていた *C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の共生藻 *Asterochloris* sp. の含水比に対する *ETR* 応答は酷似しており、ともに活性低下含水比は 20 % 以下、活性停止含水比は 5 % 前後であった。これら 2 種の共生藻の活性低下含水比および活性停止含水比は他 3 種(*C. delisei*、*F. nivalis*、*O. frigida*)の共生藻(いずれも *Trebouxia* 属)よりも小さな値であった(Fig. 4-7, Table 4-4)。 *Trebouxia* 属 3 種の活性低下含水比は 30 % 前後と同じような値をとったものの、*C. delisei* の共生藻は活性停止含水比が調べた 5 種の中では最も大きな値をとり(約 25 %)、*F. nivalis* ではこれが約 10 %、固着地衣の *O. frigida* は活性停止 *WC* が 4 % 程度とそれぞれ異なった(Table 4-4)。

## (2) 湿度変化に対する応答

相対湿度(RH; %) 100 % の空気と平衡状態の 5 種の地衣体の含水比はおよそ 70-100 % であり、RH 95 % の空気と平衡状態に達した各種地衣体はこの状態から水を失って含水量は 2 割から 6 割程度の低下を示した(Fig. 4-8a)。5 種の地衣体のうち、*C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の含水量の低下割合は他種に比べ小さなものであった(Fig. 4-8a)。5 種の地衣体より分離した共生藻を同様の湿度条件においた場合、いずれの種においても地衣体よりも含水量の低下割合が大きくなり、RH 100 % 条件下で、各共生藻の含水比は 50-60 % で、95 % 湿度下では 5~8 割程度の水を失い、含水比は 10-30% となった (Fig. 4-8b)。

各種地衣体の PSII 最大量子収率は、RH 100 %から 95 %の変化に伴い最大でも 2 割程しか低下しなかった(Fig.4-8a)。これに対し、分離した共生藻では含水量が活性低下含水比以下になった *C. delisei* と *F. nivalis* の共生藻で、7-8 割程度の低下を見せた(Fig. 4-8b)。*C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の共生藻の含水量は、低下は著しいものの、藻類自身の活性低下含水比および活性停止含水比値が 5 種の中でも低いために、PSII 最大量子収率の変化は RH 100 %と 95 %条件下では 2 割程度の低下にとどまっていた(Fig. 4-8b)。これに対し、*O. frigida* の共生藻は RH 95 %条件下でも含水比は 6 割程度にとどまり、PSII 最大量子収率の低下割合は *C. arbuscula* ssp. *mitis* と *C. pleurota* の共生藻と同等の 2 割程度であった(Fig. 4-8b)。

## 4-4 考察

地衣類の共生藻は、形態からの分類が困難であることより、長らく属レベルの大きな枠組みで分類されていたが、近年では、分子生物学的手法により種レベルでの分類が再検討され始めている (Friedl and Büdel 2008, Honegger 2009)。分子生物学的手法による共生藻の分類方法は 2000 年代初期に手法が確立され、本研究で用いた rDNA 遺伝子の ITS1-5.8S-ITS2 領域の塩基配列は、共生藻種ごとに特異的であるため、その分類および同定に適することが報告されている (Kroken and Taylor 2000, Helms et al. 2001, Piercey-Normore and DePriest 2001)。本研究で実施した分子生物学的手法を用いた共生藻種の検討において、*Cetrariella delisei*, *Flavocetraria nivalis*, *Ochrolechia frigida* の共生藻はそれぞれ *Trebouxia* 属の異なる種であり、*Cladonia* 属 2 種(*Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*, *Cladonia pleurota*)の共生藻は同一種であり *Asterochloris* 属と判断された。しかしながら *Asterochloris* 属は ITS1-5.8S-ITS2 領域を用いた解析でもなお、種レベルでの分類が混乱しており、近年では ITS1-5.8S-ITS2 領域に加え、アクチン遺伝子の塩基配列を用いて分類が行なわれている(Škaloud and Peksa 2010)。今回解析に用いた遺伝子領域のみでは、*Cladonia* 属 2 種の共生藻種については、これ以上の検討は困難と考え、*Cladonia* 属 2 種の共生藻種名を *Asterochloris* sp.とした。

古くは、地衣類一種が共生できる藻類は必ず一種であると考えられていたが、近年の遺伝学的手法を用いた解析により、同じ地衣種で多様な共生藻と共生する地衣類や、同種の共生藻を持つ別種の地衣類の存在が確認されている (Kroken and Taylor 2000, Helms et al. 2001, Piercey-Normore and DePriest 2001, Romeike et al. 2002, Bačkor et al. 2010, Pérez-Ortega et al. 2012)。温帯域での研究において、樹枝状地衣や葉状地衣のように基物から立ち上がる、もしくは枝からぶら下がり、地衣内の構造がより詳細に分化している形態的に発達した特徴を持つ地衣類は、種ごとに共生藻が限定される傾向にあることが指摘されている (Kroken and Taylor 2000, Helms et al. 2001, Helms 2003, Honegger 2009)。一方、近年行なわれた研究により、極域においては形態的に発達した地衣類でも、異なる地衣種間で同種の藻類を共生藻とする傾向が示されている(Romeike et al. 2002, Pérez-Ortega et al. 2012)。*F. nivalis* の共生藻 *Trebouxia jamesii* は、*F. nivalis* を含め合計 19 属 37 種の地衣類からの報告があり、*Cladonia* 属 2 種の共生藻の近縁種であった *Asterochloris irregularis* は、同じ塩基配列をもつ共生藻が NCBI データ

バンク上において、*Stereocaulon evolutoides*, *Stereocaulon pileatum*, *Cladonia squamosa*, *Diploschistes muscorum* の4種の地衣類から報告されていた。また、*O. frigida* の共生藻 *Trebouxia* sp. Mayrhofer13.702 は地衣種 *Rinodina milvina* から報告されていた。本研究において調査した5種の地衣類の共生藻と近縁もしくは同種と判断された共生藻を持つ地衣種の大半は、極域もしくは高山帯に生育するものであり、また、本研究で対象とした5種のうち *Cladonia* 属の2種から同一と判断できる共生藻が見出されたことから、本研究で行った遺伝学的解析手法による検討の結果は、Romeike et al. (2002)や Pérez-Ortega et al. (2012)らの指摘する極域に生育する地衣類の共生藻種の共通という現象をとらえるとともに、実証例を付加したものといえる。

地衣類の光合成特性は、地衣体の内部環境で共生藻類が発現している性質と考えられる(Honegger 2009)。共生藻は菌体がつくった菌糸や組織構造に内包され、地衣体内に存在しているため、光強度と光合成速度との関係は共生藻を囲む菌体の光透過性の影響を受けて変化することが予想される。この減光や透過させる光を変質させる効果は地衣体の厚さや菌糸・皮層の構造の違い、または含有する地衣成分などによって異なることが指摘されている(Solhaug et al. 2003, Gauslaa and Solhaug 2004)。本研究で対象とした5種の地衣類のうち、*Cladonia* 属2種では明瞭な皮層構造がなく共生藻が菌糸に取り囲まれた状態で表面付近にコロニー状に分布するという形態上の特徴を持ち、残る3種(*C. delisei*, *F. nivalis*, *O. frigida*)では明瞭な皮層構造に内包された髓層に共生藻が散在していた(Fig. 4-4, Table 4-2)。地衣体の光合成有効放射(PAR;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )-電子伝達速度(ETR;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )曲線(光-光合成曲線)とそれぞれから分離した共生藻の光-光合成曲線を比較した結果、各光合成パラメータの平均値には有意差は検出されなかったものの、今回の実験条件(十分に吸水させた地衣体と共生藻類の光-光合成応答、照射した光は実験装置に組み込まれた赤色LEDから発せられたクロロフィル長波長吸収帯にピークをもつ光)において、3種の樹枝状地衣(*C. delisei*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota*)では、飽和光強度( $E_k$ ;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )と初期傾斜  $\alpha$  にわずかな菌層による減光の効果が認められた(Fig. 4-5, Table 4-3)。さらに、強光障害が顕著に認められる光-光合成曲線において、ごくわずかな菌層による減光の効果は、 $E_k$  よりも強い光エネルギーが入射した場合の強光障害による光合成速度低下を大きく軽減させる効果を示すことが、本実験結果から読み取ることができる(Fig. 4-5, Table 4-3)。この強光障害の軽減は、本調査域の



ような日射を遮るような他の植物や構造物の乏しい裸地において、共生藻類の光合成システムを強光による不可逆的なダメージから保護し、その生産を向上させるものと推察される。これに対し、菌体組織として明瞭な皮層に覆われているにもかかわらず、*F. nivalis* と *O. frigid* では地衣体での光応答性と分離した共生藻が示した光応答性は顕著な違いが認められなかった(Fig. 4-5, Table 4-3)。これは *F. nivalis* と *O. frigid* の皮層は PAR に関して十分に吸水された状態であれば、「透明」な構造物であることを意味するものである。皮層構造のない菌糸に取り囲まれた *Cladonia* 属 2 種に菌層の減光効果が認められたことは、逆のような現象のようにも思えるが、この理由として *Cladonia* 属 2 種の共生藻を取り囲む菌糸はまばらではあるが PAR に対して不透明さが強い、もしくは地衣体表皮付近で共生藻が密集状態で保持されていることによる自己被陰(Self-shading)の影響とも推察される。これらの推察は、今後、菌層の光透過性やそれに強い影響を与えると予想される地衣成分の光透過特性、共生藻の密度効果などの研究を通じ、検証すべきである。

Ertl(1951)の研究以降、地衣体の含水状態が光透過性を大きく変え、乾燥化することによって地衣体内に入射する紫外線をはじめとした光が大幅に遮断されることが様々な地衣類で見出されてきている(e.g. Heber et al. 2007, Veerman et al. 2008)。第3章で論じた通り、水環境が地衣類の光合成活動の制限因子となっている本調査域のような環境下において、地衣類が水を獲得したときは効率よく光エネルギーを共生藻に透過させ、水不足ならば過剰な光エネルギーを遮断し共生藻に渡さないという、地衣体内で光合成生産を司る共生藻へ共生菌のもたらす影響は、その共生関係を論じるうえでも重要な検証課題といえる。

十分に吸水させた状態での、光強度に対するそれぞれの共生藻の *ETR* の変化パターンは3種の地衣類(*C. delisei*, *C. arbuscula* ssp. *mitis*, *C. pleurota*)のもので若干の減光効果を見せたものの、第3章で示した各種地衣体で測定されたものと近似したパターンを見せた(Fig. 3-4, Fig. 4-5)。これは第3章において、十分に吸水した状態での4種の樹枝状地衣で認められた  $E_k$  値よりも強光側での *ETR* 低下(強光阻害)や、*O. frigida* においてはその低下が認められないといった光応答性が、それぞれの地衣体から分離した共生藻自体の光応答性にも同様に認められたことを意味する。

これまでの知見と本研究結果を総合すると、調査対象とした5種の地衣類の光環境に対する光合成の初期過程(明反応)の応答性は、水ストレスのない状況で

は、共生藻の光合成の光応答性によるところが大きく、共生藻がそれぞれの地衣体内におかれた環境下で受け取ることのできる光の量と質で、共生藻の光応答性が若干変化し発揮されているものと結論される。また、同じ氷河後退域の裸地という同一光環境であるにもかかわらず、そこで優占していた地衣類 5 種から見出された 4 種の共生藻の光-光合成曲線の中には、日中の光強度で強光阻害を受けると推定されるもの、強光阻害はそれほど受けないと推定されるもの両者が認められた。

水は光合成反応の材料の 1 つであり、自然環境下の光合成生物の光合成活動が水の過不足によって著しい影響を受けていることは、数多くの研究で指摘されている (e.g. Walter 1973, Longton 1988, Larcher 1994)。極域や高山帯の地衣類を対象とした研究例をはじめ、第 3 章で扱った 5 種の地衣類は、夏季の無雪期間の乾燥時に地衣体内の含水比が 20 % 以下になるほどの脱水が生じていたことから、これに伴う光合成電子伝達速度の低下、あるいは停止が引き起こされていることは明らかである(Fig. 3-5)。これまでの研究例を見ても、光合成活性の低下や停止は、複数の地衣種ではほぼ同様の含水比(20~40 %以下)で生じており、地衣体全体がこのような含水量に達した場合、地衣体内の共生藻もまた受動的に乾燥状態に陥り、水不足による光合成活性の低下や停止が引き起こされると考えられる(Lechowicz and Adams 1973, Schipperges 1992, Lange 2003, Barták et al. 2005, Uchida et al. 2006, Reiter et al. 2008)。地衣体から分離した共生藻を用いて含水比(WC; %)と ETR の実験測定(WC-ETR 曲線)を行った本章の結果では、地衣体全体を用いた WC-ETR 曲線との比較を通じ、その反応性に顕著な違いがあることが認められた(Fig. 4-6ab)。分離した共生藻が示した WC-ETR 曲線を共生藻自体のもつ水環境の変化に対する応答性とするならば、地衣体および分離した共生藻ごとにみられた WC-ETR 曲線の違いは、共生藻自体の水に対する応答性の違いと地衣体における共生藻の位置や地衣体の構造的な差異によって、地衣体全体の「平均的な」含水量と、共生藻の含水量との間に違いが生じた結果引き起こされたものと考えられる。

5 種の地衣種から分離した共生藻のうち、種として同一と判断された *Cladonia* 属 2 種から分離された共生藻(*Asterochloris* 属)が示した WC-ETR 曲線は酷似したものであり、その他 3 種(*C. delisei*, *F. nivalis*, *O. frigida*)の共生藻(いずれも *Trebouxia* 属)に比べ、活性低下含水比・活性停止含水比は低いという応答性の違いがみられた(Fig. 4-6c, Table 4-4)。また、*C. delisei* や *F. nivalis* から分離した共

生藻の活性低下から活性停止に至るまでの含水量の範囲に対し、*O. frigida* から分離した共生藻が示した活性低下から活性停止までの範囲は広いなど、共生藻種ごとに水に対する応答性は異なっていた(Fig. 4-7, Table 4-4)。各種地衣体の活性低下含水比・活性停止含水比は大きな差を示さず、単体の共生藻のそれらに差が認められるということは、水に対する光合成応答の異なる藻類(共生藻種が共通する *Cladonia* 属2種を除く)を共生させていながら地衣体としては水に対する光合成応答は似たようなものになっていることを意味する。

通導組織など水の輸送にかかわる構造のない地衣類は、一般に、乾燥化の進行に伴って、地衣体よりも水ポテンシャルの小さな大気や基物に接している表層部分から受動的に水が失われる(Larcher 1994)。したがって、地衣体は外側がより乾燥しやすく地衣体内部はより湿潤な環境となり、地衣体表層に共生藻が配置されている場合と、皮層に囲まれた地衣体内髄層に共生藻が配置されている場合、地衣体全体が仮に同じ含水量であったとしても、前者の共生藻の含水量は地衣体全体よりも小さく(乾燥しやすい)、後者のものでは大きく(乾燥しにくい)なると考えられる(Friedl and Büdel 2008)。*Cladonia* 属2種の地衣体は、明瞭な皮層組織をもたずに共生藻類が地衣体全体に比べ乾燥しやすい地衣体表面に菌糸で取り囲まれた状態であることより、分離した共生藻 *Asterochloris* sp.が地衣体全体に比べ早くに乾燥するであろう(Fig. 4-6a, b)。Fig. 4-7により明らかとなった *Cladonia* 属2種の共生藻 *Asterochloris* sp.が他の3種の共生藻よりも活性低下含水比・活性停止含水比が小さいという特徴は、乾燥しやすい位置に配置されながらもなお、地衣体としてある一定の低含水比状態まで光合成を営めるために必須の能力なのかもしれない。

これに対し、明瞭な上・下皮層が発達した3種の地衣種(*C. delisei*, *F. nivalis*, *O. frigida*)では、皮層が疎水性であれば、乾燥時に水を地衣体内にとどめる作用が大きいとの指摘もあることから(Honegger 2009)、乾燥に至る過程での地衣体内の共生藻の含水量が地衣体全体の平均的な含水量よりも高く保たれると考えられる(Fig. 4-6a, b)。*C. delisei* および *O. frigida* でそれぞれ見られた活性低下含水比・活性停止含水比が地衣体全体で測定された値よりも分離した共生藻で大きめの値をとったことは、地衣体内での共生藻の含水量が地衣体全体の平均的な値よりも高いことを意味し、Honegger (2009)の指摘のように、乾燥時に髄層中の含水量が高めになっていることを示唆するものである。さらに *O. frigida* については、その共生藻自身が低含水量まで活性を停止させない能力を持つことに加え、地

衣体内の構造的な特徴により保水効果を受けていることは、この種がその光合成活性をより乾燥環境下でも発揮できることに寄与する事象と思われた。明瞭な皮層で共生藻が囲まれている *F. nivalis* に関しても、活性低下が始まる含水量についてはこの推察が適用できそうではあるが、共生藻の光合成活性が停止する含水量に関しては地衣体全体よりも高くなっていた。この理由として、たとえば、本種では乾燥化に伴って最初は受動的に表層から乾燥が進むものの、ある程度乾燥が進行した場合、共生藻周辺の髄層がいち早く乾ききってしまうような性質がある、もしくは乾燥に伴って地衣体内で菌が産生する糖類や地衣成分の影響により浸透ポテンシャル変化が生じ、共生藻が強制的に脱水され、光合成活性が強制的に停止させられていると思われる。

湿潤大気 (RH 100 %) から RH 95 % に移行させた実験から、地衣体全体の湿度平衡時の含水量 (ただし半日程度で達する平衡状態) は分離した共生藻単体の湿度平衡時の含水量よりも、いずれの種でも高く保たれていることが明らかである (Fig. 4-8a)。このことは地衣体という共生体内に藻類がいた場合、単独で同様の大気にさらされているときよりも保水される事を意味する。各種地衣体の含水量変化では *Cladonia* 属 2 種の含水量の減少が他の 3 種の減少程度よりも小さく、実験した時間スケール (12 時間) での平衡状態では水を失いにくい性質があることが示唆された。この *Cladonia* 属 2 種の形態上の特徴は樹枝状地衣の生育形をとり、他の 2 種の樹枝状地衣 (*C. delisei*, *F. nivalis*) よりも乾物重あたりの表面積が小さく蒸発速度が遅いことが第 2 章で明らかとなっており、本実験で設けた RH 95 %, 12 時間という平衡時間においても、この形態上の特徴がもたらす差によって *Cladonia* 属 2 種は他の 2 種の樹枝状地衣に比べ多くの水を大気中へ失わなかった、または地衣体を構成する菌糸の細胞自体が他種と比べて保水性に優れている可能性が考えられた。共生藻類単体で同様の湿度条件変化を与えた場合、*O. frigida* の共生藻を除き、RH 95 % 平衡時の含水量は 20 % 程度の低下を示した (Fig. 4-8b)。 *Cladonia* 属 2 種の共生藻は先に検討したように活性低下含水比および活性停止含水比が低いという特性上、この程度の含水量低下では光合成活性の低下は顕著ではないものの、活性低下含水比が高い 2 種の樹枝状地衣、*C. delisei* と *F. nivalis* の共生藻は大きな活性の低下を示した (Fig. 4-8b)。これらに対し、固着地衣 *O. frigida* の共生藻類は同様の RH 95 % での平衡時の含水量は他の 4 種よりも高めの値をとり、共生している地衣体が生じた含水量変動よりわずかに小さい値 (ほぼ同等) に維持されていた。その結果、光合成活

性の低下も大きなものにはなっていなかった。この結果は *O. frigida* の共生藻自体が、他の3種の共生藻に比べ水を失いにくい性質があることを意味する。

以上の結果は、地衣体の外部形態および構造組織的な特徴により、地衣体内の共生藻の水条件および光合成活動が影響され、共生関係により乾燥環境において光合成を営むことのできる範囲が拡大されていることを示す実験事実であろう。調査対象とした5種の地衣類の共生藻を取り囲む水環境は地衣体によって、乾燥環境が緩和されていると結論される。

## 第5章 総括

### 5-1 高緯度北極氷河後退域の地衣類植生

スバルバル諸島一帯は約2万年前までは氷河に覆われ、およそ1万1-3千年前より大規模な氷河の後退が始まったといわれている (Forman et al. 1987)。現存する氷河の末端では現在も後退が進み、新たな裸地が出現している。スバルバル諸島のような高緯度北極地域の植生の発達は、温帯域に比べ非常に緩やかなものである (Forbes 1996)。この地域の博物学的・科学的研究記録によると、早期に氷河から解放された海岸付近の植生は、およそ100年間は安定した状態にあり、現在の環境下での極相に至っていると考えられている (Hodkinson et al. 2003)。しかし一方で、詳細な植生モニタリングによる研究から、この地域の植生は未だ発達段階にあるとの指摘もなされており (Kojima 2002)、植生構造の実態や植生の成立要因については議論が続いている地域である。また、近年注目されている気候変動による生物活動への影響について、高緯度北極の植生は、温度と降水量の変化に対し敏感に応答するとの観点より、この地域に生育する維管束植物、コケ植物、地衣類が注目され、現在まで植生構造と環境要因の関係や、年間光合成生産量の推定など、その生理生態に関し様々な研究が行われてきた (e.g. Schipperges 1992, Elvebakk 1994, Virtanen et al. 1997, Okitsu et al. 1998, Hodkinson et al. 2003, Cannone et al. 2004, Beck et al. 2005, Ohtsuka et al. 2006, Uchida et al. 2002; 2006)。

本調査地である東ブレッガー氷河後退域においては、維管束植物およびコケ植物と混在しながら地衣類が地表を覆い、その他の地表面構成要素が見えないほどになっている場所が多く存在している。この地域に生育する地衣類の成長速度は他の光合成生物に比べ非常に遅いことが指摘されている (Cooper et al. 2001, Cooper and Wookey 2001)。本調査域では維管束植物は80種程度、コケ植物は100種程度が報告されている中で (Database of Polar Biodiversity: <http://antmoss.nipr.ac.jp/shusi/index.html>)、本研究により地衣類は136種類の分布が確認されたことから、地衣類は高い種多様性を示すことが明らかとなった。また、地衣類全体としては20%近くに達する被度を示し、調査域の植生の重要な構成要素となっていた (第2章)。

調査域における地衣類植生を解析した結果、*Cetraria* 属、*Cetrariella* 属、

*Flavocetraria* 属、*Cladonia* 属など、緑藻類を共生藻とする樹枝状地衣が、他の生育形をもつ地衣類よりも被度・出現率の面で優占していることが分かった(Fig. 2-2)。これらのうち *Cetrariella delisei* は調査域全域において複数種の地表面構成要素上に高頻度で出現し、*Flavocetraria nivalis*、*Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*、*Cladonia pleurota* が調査域の地表面構成要素であった維管束植物/リター、コケ/リター、クラスト上でそれぞれ高い出現率を示していた(Table 2-3)。これに対し、固着地衣は樹枝状地衣に比べ種多様性には富むが、相対的に小さな被度を示すものが大多数であった。しかし、その中で緑藻類を共生藻とする固着地衣 *Ochrolechia frigida* は突出した被度を示し、その被度は樹枝状地衣内で最大の被度を示した *C. delisei* と同等のものであった。*O. frigida* は *C. delisei* と同様に複数種の地表面構成要素上で高い出現率を示し、これら 2 種は調査域一帯での地衣類植生の優占種となっていた (第2章)。

本調査地である高緯度北極ニーオルスンは、年間降水量が 500mm 以下と少なく、さらにその大部分は降雪として供給される。このため、光合成生物が極夜や積雪による光エネルギー不足から解放されて光合成生産を行なえる無雪期間には乾燥状態が卓越する(Uchida et al. 2010)。変水生物である地衣類にとって、水はその光合成活動の資源としての重要性から、水の少ない極域環境下において、水の獲得利用は地衣類の光合成活動およびその生育と密接な関係を示すと指摘されている(Kappen 1973, Walter 1973, Longton 1988, Lange 2003, Uchida et al. 2006)。乾燥が卓越する環境では、一般に緑藻類を共生藻とする地衣類が優占するといわれており、その乾燥適応として光合成に必要な水の供給源を雨や露のような液体の水のまとまったもののみに頼らず、大気中の水蒸気を利用する現象も一部の地衣種で報告されている(Lange et al. 2001, Green et al. 2002, Reiter et al. 2008)。本研究でも優占地衣種とした 5 種はいずれも緑藻を共生藻とするものであったが、これら地衣類の野外環境下での水利用について、それぞれの種の着生基物の水環境変動特性の違いや地衣体の外部形態・内部構造的特徴の違いによってもたらされている水環境の違いは明らかにされていなかった。調査域において多様な地衣種の存在が確認された中で、樹枝状地衣が被度・出現率の面で他の生育形を持つ地衣類に比べ優占していたこと、また、多種の着生基物上に分布可能な *O. frigida* と *C. delisei* の出現率が特定の基物上で高くなったことは、これらの地衣種が示す形態的特徴や着生基物となっていた地表面構成要素が、それぞれの生育に適した水環境を提供している可能性が考えられた(第2章)。

そこで、地衣種ごとの外囲環境との接し方、着生基物の水環境特性および生理的な特徴に注目し、野外観測・室内実験を行なうことにより、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を目指し研究を展開した。

## 5-2 地衣類の生育環境および水利用の特徴

無雪期間の降雨は液体の水を地表面に供給するとともに大気中の湿度上昇を招く。降雨により地表面構成要素中の自由可動水および大気中の湿度が1-2日は高く保たれていた。しかし、降雨停止後から時間経過に伴って徐々に地表面構成要素中の自由可動水は失われ、大気中の湿度は日射および温度の変化に伴って大きな日変動を示しながら乾燥化が進行していた(Fig. 5-1)。着生基物の含水量および自由可動水量や湿度の低下に伴い大きく低下した大気中の水ポテンシャルにより、優占5種の地衣類の含水量および水ポテンシャルは急激に低下し、日中の正午過ぎには乾燥による光合成応答の停止を導くほどになっていた(Fig. 3-3a, b, c, d)。

各種地表面構成要素の水保持に関する物理的性質を調べたところ、最大含水量および水ポテンシャル-体積含水率曲線の解析・比較から、礫<リター類(維管束植物/リター<混合物リター<コケ/リター)<クラストの順で高い水分保持性を示すことが示唆された(Table 2-4)。さらに、野外環境下での各種地表面構成要素の水ポテンシャル変動から、各種リター類とクラストはそれらに着生する地衣体に比べ水の保持性に優れ、降雨停止後数日はそれら要素間隙中に保持された水を着生する地衣体に供給できる状態にあったと推察された(Fig. 3-3e)。これら地表面構成要素の中でクラストは、地下部からの水の移動により地表面の含水量を高められながら、地表面から多量の水を蒸発させることで、最も湿潤な環境を作っていた(Fig. 2-8c, d, Fig. 2-9)。水分保持性の異なる地表面構成要素ごとの水環境の違いは、それぞれに着生している地衣類にその材質特有の影響をもたらす。これに加え、その影響の度合いは地衣体の生育形の違いにより異なると推察した。

地衣体の生育形の違いは、地衣体を外囲する大気や着生する基物との接触面積を大きく変更させる形態上の特徴でもある。樹枝状地衣4種の地衣体は乾重あたりの表面積の9割程度が大気と接触していたのに対し、*O. frigida*は大気・基物との接触面積比がほぼ同程度であった(Table 2-5)。野外環境下において調査



対象とした樹枝状地衣 4 種に関しては、着生する基物の水ポテンシャルが地衣体より高い期間、すなわち降雨停止から数日間は、水が基物から地衣体に移動するポテンシャルを持っていたにもかかわらず、基物との接触面積が極めて小さいため、最も湿潤なクラストに生育していた樹枝状地衣の水収支測定結果でも、着生基物から地衣体への水の供給がほとんどない事を示すものだった(Table 3-1)。これに対し、広い表面積で着生基物と接する *O. frigida* は、湿潤大気からの水の獲得能力には劣るものの、大気中への水の放出量が軽減され、調査域で最も湿潤な地表面構成要素であったクラストから水を獲得していた(Table 3-1)。また、実験室内での測定により、樹枝状地衣 4 種は外部形態の特徴である表面積の大きさにより、*O. frigida* に比べ地衣体-大気間での吸湿・蒸発速度は速い性質を示した (Table 2-6, Fig. 2-13a, b)。この性質の違いは、降雨のない期間において、樹枝状地衣 4 種は湿度が高まる夜間から早朝にかけては大気から急速に吸水して含水量を上昇させ、その後、日射および気温上昇に伴って乾燥化する大気によって早急な脱水が生じ、正午付近までに含水量を低下させていた実態に表れていた(Fig. 3-9a)。

地衣体が着生している基物からの水の影響について、Gaßmann and Ott (2000) は *O. frigida* の外部形態の特徴による基物との接触面積の大きさが基物からの水獲得性を向上させると推察している。一方、基物から立ち上がる樹枝状地衣の生育形は、基物からの水の影響を積極的に遠ざけるとともに大気中の水分を効率よく獲得するための形態的適応であるとも推察されている(Honegger 2009)。本研究は、室内実験および野外での調査によって、固着地衣は着生基物に広い面積で接し、水ポテンシャル差に応じて基物中の水を獲得している事実を示し、また、樹枝状地衣は着生する基物が湿潤であってもその水の影響を強く受けていないこと、湿潤大気からの水の獲得(あるいは逆の乾燥大気への水の放出)能力に優れるという事実を提示した。これらは生育形という外部形態の特徴によって外圍環境との接し方が異なり、無雪期間に進行する乾燥化に対し、それぞれの生育形の特性に応じて地衣体内の水分状態が異なった変動性を示すことを意味していた。

本研究で調査した地衣類 5 種については、現場環境の乾燥が進む過程での主要な水の供給源は、樹枝状地衣 4 種は湿潤な大気、固着地衣 *O. frigida* は着生する基物と推察された(第 2, 3 章)。この供給源の違いがそれぞれの光合成活動とどのように結びついているかに注目し、研究を進めた。

## 5-3 氷河後退域に優占していた地衣種の光合成活動の特徴

高緯度北極の無雪期間の大半は白夜期間に相当する。白夜期間とはいえ、地表面に到達する光エネルギーの入射は大きな日変動を示し、遮蔽物のない裸地である地表面に着生生育する地衣類は、夜間には光合成有効放射(PAR;  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度から正午付近には  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上の強光に曝される(Fig. 3-2a)。このような環境に生育する地衣類は、従来、生態学的観点から陽生地衣とみなされていた。しかし、優占していた4種の樹枝状地衣種の光応答性の実験測定結果は、十分に吸水させた状態においては強光下で光合成電子伝達速度(ETR;  $\mu\text{mol electron m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )が低下する典型的な陰生型(弱光適応型)の応答を示すものだった(Fig. 3-4)。強光下での光合成には不向きな弱光適応型の光合成特性を示した樹枝状地衣は、降雨のない期間においては大気中から水を獲得できる早朝の弱光下( $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下)に ETR が最大となり、その後、日中の強光時までには水を失って光合成停止状態となっていた(Fig. 3-8, Fig. 3-9b)。

強光障害を生じさせるレベルの光エネルギーを光合成稼働状態の光合成生物に照射した場合、光合成システムの不可逆的損傷を導くことは数多くの光合成生物で認められていることである(Larcher 1994)。受動的ではあるが、日中に生じる大気中の湿度低下に伴った樹枝状地衣類の脱水による光合成の停止は、強光ダメージを回避する上で大切な応答現象と考えられる。樹枝状地衣という生育形がもたらす湿度変化に対する応答性、およびその光-光合成応答にみられた特徴は、雨による水の供給が限られるような調査域で、乾燥化の進行に伴って日周期的に生じる湿潤大気から水を獲得して光合成活動を行う上で、比較的弱い光条件での効率のよい光合成と藻類の防御の両方の点で有利と考えられ、この地域の地衣類植生の中で樹枝状地衣が優占できた要因の1つと推察された。

これに対し、*O. frigida* 吸水時では PAR  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上の光エネルギー下でも強光障害を起こさない陽生型(強光適応型)の光合成応答を示し(Fig. 3-4)、野外環境下においては着生していた基物から水を得ることができれば強光下となる日中でも、強光によって阻害されることなく光合成できると推察された(Fig. 3-8, 3-9b)。*O. frigida* は着生基物が湿潤で水の供給が日中でも続く限り、地衣体含水量が高く保たれる。したがって強光下でも強光障害を受けずに光合成を営むことのできる光-光合成応答は本種が最も湿潤な地表面構成要素であったクラスト上で高い被度・出現率を示し得た重要な生理的特性であろうと推察された。

以上の結果は、調査地で優占していた地衣類の光合成の特性は、その形態的特徴や着生する基物がつくる水環境に応じ、それぞれが水の獲得可能な時の光条件で効率よく光合成活動を行なえるものになっていることを示すものであった(第3章)。これら、捉えられた地衣類の光合成は、各種の地衣体内で構築されている環境の影響下での共生藻の生理応答に基づくものである。そこで次に、地衣体から共生藻を分離し、共生藻自身の水・光条件との応答性を調べ、それらの地衣体の応答性との比較を通じて、共生関係によって実現されていると考えられる地衣類の光合成の応答性を追求した。

#### 5-4 共生藻の光合成応答からみた共生関係によって実現される優占地衣種の光合成

地衣類が菌類と藻類の細胞から構成されることは19世紀中頃に確認されていたのだが、菌と藻の関係が不明であったため、分類学上、1960年代以前はコケ植物やシダ植物と同様に独立した植物群のひとつとして扱われていた。1952年に改訂された国際植物命名規約により、地衣類の学名は地衣体を構成する菌類に与えられることになり、以降、地衣類は菌類に分類され、分類学的整理が始まり、同時に生理・生化学的な研究も着手されるようになった。さらに近年には、共生生物として注目され、共生体の構造や物質の流れなど、共生関係の解明に向けた生理生態的研究や分子生物学的な再分類もなされはじめた(Nash 2008, Honegger 2009, 柏谷 2009)。地衣体内の共生藻の成長は単独で自生する藻類に比べると遅いため、この共生関係は菌側の偏利共生であるとみなされていたこともある(e.g. Schwendener 1896, Honegger 1991, Ahmadjian 1993)。しかし近年の研究により、Kraner and Birtić (2005)は、地衣化した菌類と藻類の環境ストレスへの耐性が、共生関係を結ぶことで初めて獲得されることを実験的に示し、共生関係を結ぶことが菌類と藻類の双方の生存に強く関与する相利関係にあることを指摘した。しかしながら、菌類が地衣体内で構築する環境が共生藻の水利用や光合成活動に影響することは、内部構造的特徴からの推察が多くなされているものの、地衣体と共生藻自体の光合成応答の比較検討などを通じた実証は行なわれていない。

研究対象とした5種の地衣類から、緑藻に属する4種の共生藻種が検出され、これらは *C. delisei* のものを除きいずれも共生種としては報告のある *Trebouxia*

属、*Asterochloris* 属の単細胞性緑藻であったものの(Table 4-1)、いずれの共生藻種も藻類としての生理的特性などについては不明であった。

樹枝状地衣 4 種から分離した共生藻の吸水時での光-光合成応答を測定したところ、いずれも地衣体での光-光合成応答とほぼ同様に、弱光適応型の曲線関係を示すことが判明し、樹枝状地衣 4 種に見られた弱光適応型の光合成曲線は共生藻の光-光合成応答に起因することを示唆していた(Fig. 4-5)。また、*C. delisei*, *F. nivalis*, *C. arbuscula* ssp. *mitis* の地衣体と分離した共生藻との間に見られた光-光合成曲線の差は、地衣体内で共生藻が菌層を透過する軽減された光を受け取るために生じた減光効果、あるいは共生藻が密集して地衣体に保持されていることによる密度(被陰)効果であろうと思われた。この減光もしくは被陰効果は十分に吸水された状態で 10%前後の光の減少をもたらし、強光阻害を受けやすい弱光適応型の光合成応答を示す共生藻にとって、日周期的な日射変動のある自然環境の下では先に示した脱水による不活性化とともに、強光ダメージの回避上有効なものと考えられた。これに対し、*F. nivalis* と *O. frigida* の共生藻については上記 3 種でみられたような減光効果は、吸水状態での実験測定では捉えられなかった。このことは、吸水時の光利用について共生関係による共生藻側への利益は、少なくとも弱光適応型の光合成応答を示す *F. nivalis* の強光ダメージの回避の上では、ないようにも思われた。しかし多くの地衣類で研究がすすめられている地衣体乾燥時に強い光や紫外線の遮断効果が著しくなる現象などに関しては(Solhaug et al. 2003, Gauslaa and Solhaug 2004, Heber et al. 2007, Veerman et al. 2008)、本研究では調べておらず、共生関係による強光ダメージの回避が本 2 種で全くない、とは断定できないものであった。

地衣類は地衣体含水比が 20-40%以下になると水不足による光合成活性の低下や停止が引き起こされることが数多く報告されている(Lechowicz and Adams 1973, Schipperges 1992, Lange 2003, Barták et al. 2005, Uchida et al. 2006, Reiter et al. 2008)。本研究においても、樹枝状地衣 4 種の光合成活性は含水比 30%程度から急速に低下し、含水比 20%程度で活性停止に至るという先行研究と同様の結果が得られた。しかし、これら 4 種から分離した共生藻の水-光合成応答は地衣体が生じた含水比-光合成関係と異なっており、また、それぞれの共生藻種間でも異なるものであった(Table 4-4)。地衣体内において乾燥しやすい地衣体表層付近に配置されている *Cladonia* 属 2 種の共生藻 *Asterochloris* sp. の光合成活性低下・停止含水比は地衣体が生じたものより低く、共生藻の特徴としては低含水状態

でも光合成活性を保つ能力があることが示唆された。これに対し共生菌が形成する皮層に挟まれた髓層中に存在する *C. delisei*, *F. nivalis* の共生藻(*Trebouxia* 属)は光合成活性低下含水比が、地衣体よりも高い傾向にあったことから(Fig 4-6a, b)、これらの共生藻は地衣体内の皮層に囲まれた髓層に配置されることにより保水されていることが示唆された。さらに、湿度変化に対する地衣化の影響を比較するため、地衣体と分離した共生藻を相対湿度 100 %から 95 %へ移した時の含水量変動を調べた結果、樹枝状地衣 4 種の共生藻は、地衣体に比べ多量の水分を失うことから、これらの共生藻は地衣化することで保水されていると考えられ(Fig 4-8a, b)、樹枝状地衣 4 種の共生藻は、地衣体の外部形態および構造組織により吸湿・水保持性が向上することが示唆された。一方で、*O. frigida* から分離した共生藻の活性低下含水比は 4 種の樹枝状地衣に比べ著しく低く、低含水状態でも光合成活性を失いにくい性質をもっていた(Table 4-4)。さらに、*O. frigida* の共生藻は *C. delisei*, *F. nivalis* の共生藻と同様に皮層に挟まれた髓層中に存在することから共生菌による保水効果を受けていることが示唆され(Fig 4-6a, b)、*O. frigida* は共生藻のもつ特徴に加え、その地衣体内部の構造組織で保水されることにより光合成可能な期間を延長させるものと考えられた。

以上の結果は、調査対象とした 5 種の地衣類の共生藻は、地衣化によって吸湿・水保持性が向上し、乾燥環境が緩和されていることを示すものである。地衣体内の共生藻は、地衣体の外部形態および内部構造組織的な違いにより、その水条件および光合成活動が影響され、共生関係によって乾燥環境において光合成を営むことのできる範囲が拡大されているものと考えられた。

### 5-5 総合考察

本研究において、調査を行なった樹枝状地衣 4 種は相対的に大きな表面積を大気にさらすことで、大気中に生じる湿度変動をとらえて地衣体の含水量を大きく変動させ、降雨後数日間の夜間から早朝の湿度飽和時にかけては光合成活性を回復させる吸湿能力を示した。この時の光環境は、弱光適応型の共生藻が光合成阻害を引き起こさない程度であり、4 種の樹枝状地衣の共生菌はいずれも弱い光環境での光合成効率の良い藻類を共生藻としていた。地衣体の皮層構造の有無に対応し、低含水状態でも光合成活性を保つ能力がある共生藻種は乾燥しやすい地衣体外面、乾燥に対し活性が低下しやすいものは地衣体内部と、共

生藻の乾燥に対する光合成応答が異なったものと共生関係を結んでいたことが明らかとなった。これに対し、*O. frigida* は共生関係により、共生藻の持つ低含水状態での光合成の持続、共生菌による保水効果、ならびに地衣体が着生基物と広い面積で接して水を獲得できる能力により、乾燥化が進行する中で活動期間を延長させるものと思われた。乾燥化の進行に従い日中は強光環境となるが、*O. frigida* が共生関係を結ぶ共生藻は強光適応型の特徴をもつため、基物からの水の供給が続くかぎり、無雪期間のいずれの光環境下においても阻害なく光合成活動を営む能力を持っていた。

これらの地衣類の無雪期間の生育環境は降雨の停止に伴って、多くの地表面構成要素で急速に自由可動水が失われ、乾燥状態に至るとともに、日中には強光環境となることが明らかである。この状況下で、調査域に優占する 5 種の地衣類がみせた着生基物、外部形態および内部構造的特徴に起因した水利用は、降雨停止期間においてもそれぞれの共生藻が光合成活動を行うに適した光条件下で水を獲得できるというものであった。

地衣類の共生関係がもたらす利益について、Nash (2008) は地衣類の乾燥環境下での生育実態より、菌類や藻類が相利共生関係を築いて、単独では生育困難な環境での生存を可能にしていると指摘している。地衣類の極域環境下への侵入・定着について、その繁殖は、既に共生関係が確立された無性芽もしくは地衣体自体が伝搬されるもの、もしくは菌類の有性胞子によるものである。無性芽や地衣体自体の拡散が地衣類の一般的な繁殖方法であるのに対し、有性胞子による繁殖は未解明な部分が多いが、自生する藻類に着生し、共生関係を築くことで新しい地衣種となることも考えられている(Honneger 2009)。温帯域では地衣種ごとに共生藻が限定される傾向があるのに対し、本研究結果における *Cladonia* 属の 2 種にも見られた通り、極域では多種の地衣類が共通した藻類と共生関係を結ぶ傾向にあることも報告されている(Romeike et al. 2002, Honneger 2009, Pérez-Ortega et al. 2012)。この極域においての地衣種間で共通した共生藻を持つという特徴は、極限環境という過度のストレスに曝される環境下において、無性芽や地衣体として伝搬されても多くの共生藻が十分な光合成生産を行なえずに生育を果たせず、結果、共生関係を営んで地衣体として光合成生産活動が可能な組み合わせが、他の地域に比べ限定されてしまう、あるいは極域環境で自生する藻類種が少なく、それ故に伝搬された有性胞子が共生関係を結べる藻類種が限定されてしまうことが要因と思われる。

本調査地において 100 種以上の地衣類が多様な形態的・構造組織的特徴をもって確かに生育を果たしており、これらは様々な基物上で水利用を行ない、光合成活動を営んでいると思われる。この中において、調査を行なった 4 種に代表される樹枝状地衣が被度の面で優占していた実態は、本研究で明らかとなったこれらの外部形態に起因した大気中の水分獲得に優れた水利用の様式が、光合成活動を最も効率よく行なえるものであり、この地域で十分な光合成活動を営んだ結果なのかもしれない。一方で、この地域において樹枝状地衣と同等かそれ以上の被度・出現率を示した *O. frigida* にみられた共生関係および着生基物がもたらす水獲得・保持による活動期間を延長させる水利用および光合成活動の様式は、樹枝状地衣とは水の供給源が異なるが、やはりこの地域において水を有効に使い十分な光合成活動を営むことができるものと思われる。本研究で捉えられた野外環境下での環境変動と、各地衣種の地衣体の外部形態や内部構造的特徴により実現される光合成応答との調和は、極域環境で生育可能な菌類と藻類の組み合わせを具体的に表したものである。

## 謝辞

本研究を行なうにあたり、国立極地研究所准教授工藤栄先生には、研究計画の立案、校閲まで、懇切な指導と多くの助言をいただきました。また、国立極地研究所准教授内田雅己先生には、北極での野外調査のサポートをしていただいたほか、研究の様々な面において的確な助言をいただきました。国立極地研究所神田啓史先生には、本研究で用いた地衣類試料の一部を提供していただき、また、研究に関しても多くの御指導と激励をいただきました。国立極地研究所教授伊村智先生、東邦大学理学部教授丸田恵美子先生、国立科学博物館大村嘉人先生には、本論文を御校閲いただき、有益な議論・御助言をいただきました。国立極地研究所福地光男先生、国立極地研究所助教三浦英樹先生には、生態学的観点からのご助言と貴重なアドバイスをいただきました。秋田大学教育文化学部教授井上正鉄先生には、地衣類の同定をはじめ、地衣類の専門家としての立場から多くの有益な助言をいただきました。国立極地研究所小杉真貴子博士、東京大学田邊優貴子博士には、生理学実験に際し多大なる御助言・御協力頂きました。新領域融合研究センター瀬川高弘先生、新領域融合研究センター渡辺憲一氏、新領域融合研究センター秋好歩美氏には分子生物学的同定を行なうにあたり甚大なるサポートをしていただきました。総合研究大学院大学博士課程羽入朋子氏にはデータ解析に関し多くのご助言をいただきました。総合研究大学院大学博士課程増本翔太氏、総合研究大学院大学博士課程丸尾文乃氏には、本研究をまとめるにあたって多くの意見・励ましをいただきました。国立極地研究所生物圏研究グループの教員、博士研究員、事務補佐員ならびに学生諸氏には、多岐にわたって多大なる御支援・ご協力をいただきました。皆様のご尽力に心より深謝申し上げます。



## 引用文献

- Ahmadjian, V., 1993. The lichen symbiosis. John Wiley & Sons, New York.
- Aleksandrova, V.D., 1980. The arctic and antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge University Press, Cambridge.
- Asahina, Y., 1936. Mikrochemischer Nachweis der Flechtenstoffe (I). Journal of Japanese Botany 12, 516–525.
- Ban, A., Aikawa, S., Hattori, H., Sasaki, H., Sampei, M., Kudoh, S., Fukuchi, M., Satoh, K., Kashino, Y., 2006. Comparative analysis of photosynthetic properties in ice algae and phytoplankton inhabiting Franklin Bay, the Canadian Arctic, with those in mesophilic diatoms during CASES 03–04. Polar Bioscience 19, 11–18.
- Barkman, J. J., 1958. Phytosodology and Ecology of Cryptogamk Epiphytes. Van Gorcum Co., Assen, Netherland.
- Barták, M., Gloser, J., Hajek, J., 2005. Visualized photosynthetic characteristics of the lichen *Xanthoria elegans* related to daily courses of light, temperature and hydration: a field study from Galindez Island, maritime Antarctica. Lichenologist 37, 433–443.
- Bačkor, M., Peksa, O., Škaloud, P., Bačkorová, M., 2010. Photobiont diversity in lichens from metal-rich substrata based on ITS rDNA sequences. Ecotoxicology and Environmental Safety 73, 603–612.
- Beck, P., Kalmbach, E., Joly, D., Stien, A., Nilsen, L., 2005. Modelling local distribution of an Arctic dwarf shrub indicates an important role for remote sensing

- of snow cover. *Remote Sensing of Environment* 98, 110–121.
- Bergamini, A., Scheidegger, C., Stofer, S., Carvalho, P., Davey, S., Dietrich, M., Dubs, F., Farkas, E., Groner, U., Kärkkäinen, K., Keller, C., Lökös, L., Lommi, S., Máguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V.J., Aragón, G., Truscott, A.M., Wolseley, P., Watt, A., 2005. Performance of macrolichens and lichen genera as indicators of lichen species richness and composition. *Conservation Biology* 19, 1051–1062.
- Birle, E., Heyer, D., Vogt, N., 2008. Influence of the initial water content and dry density on the soil-water retention curve and the shrinkage behavior of a compacted clay. *Acta Geotech* 3, 191–200.
- Bjerke, J.W., Elvebakk, A., Domínguez, E. and Dahlback, A., 2005. Seasonal trends in usnic acid concentrations of Arctic, alpine and Patagonian populations of the lichen *Flavocetraria nivalis*. *Phytochemistry* 66, 337–344.
- Bliss, L.C., 1979. Vascular plant vegetation of the southern circumpolar region in relation to Antarctic, alpine and Arctic vegetation. *Canadian Journal of Botany* 57, 2167–2178.
- Braun-Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie*, third ed.. Springer, Wien.
- Brattbakk, I., 1986. Flora and vegetation (in Norwegian). In: Øritsland, N.A., (Eds.), *Svalbardreinen og dens livsgrunnlag*. Universitetsforlaget, Oslo, pp. 15–34.
- Braun, J.V., Braun, J.D., 1958. A simplified method of preparing solutions of glycerol and water for humidity control. *Corrosion* 14, 17-18.

- Brodo, I.M., 1973. Substrate ecology. In: Ahmadjian, V., Hale, M.E., (Eds.), The lichens. Academic Press, New York · London, pp. 401–441.
- Brodo, I.M., Sharnoff, S.D., Sharnoff, S., 2001. Lichens of North America. Yale University Press, New Haven.
- Bruun, H.H., Moen, J., Virtanen, R., Grytnes, J.A., Oksanen, L., Angerbjorn, A., 2006. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science* 17, 37–46.
- Cannone, N., Guglielmin, M., 2010. Relationships between periglacial features and vegetation development in Victoria Land, continental Antarctica. *Antarctic Science* 22 (Special Issue 06), 703–713.
- Cannone, N., Seppelt, R., 2008. A preliminary floristic classification of northern and southern Victoria Land vegetation (continental Antarctica). *Antarctic Science* 20, 553–562.
- Cannone, N., Guglielmin, M., Gerdol, R., 2004. Relationships between vegetation patterns and periglacial landforms in northwestern Svalbard. *Polar Biology* 27, 562–571.
- Claridge, G.G.C., Campbell, I.B., Stout, J.D., Dutch, M.E., 1971. The occurrence of soil organisms in the Scott Glacier region. Queen Maud Range, Antarctica. *New Zealand Journal of Science* 14, 306–312.
- Cooper, E., Wookey, P., 2001. Field measurements of the growth rates of forage lichens,

- and the implications of grazing by Svalbard reindeer. *Symbiosis* 31, 173–186.
- Cooper, E., Smith, F.M., Wookey, P.A. 2001. Increased rainfall ameliorates the growth of damaged High Arctic foliose lichens. *Symbiosis* 89, 153–171.
- Demmig-Adams, B., 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophylls zeaxanthin. *Biochim Biophys Acta* 1020, 1–24.
- Derr, C.C., McCune, B., Geiser, L.H., 2007. Epiphytic macrolichen communities in *Pinus contorta* peatlands in southeastern Alaska. *Bryologist* 110, 521–532.
- Eilers, P.H.C., Peeters, J.C.H., 1988. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling* 42, 199–215.
- Elvebakk, A., 1994. A survey of plant associations and alliances from Svalbard. *J. Vegetation Science* 5, 791–802.
- Elvebakk, A., Hertel, H., 1996. Part 6. Lichens, In: Elvebakk, A., Prestrud, P. (Eds.), *A Catalogue of Svalbard Plants, Fungi, Algae, and Cyanobacteria*. Norsk Polarinstitut Skrifter, Oslo, pp. 271–359.
- Ertl, L., 1951. Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. *Planta* 39, 245–270.
- Farrar, J.F., 1976. The lichen as an ecosystem: Observation and experiment. In: Brown DH, Hawksworth DL, Bailey RH (Eds.) *Lichenology: Progress and problems*. Academic Press, London, pp 385–406.
- Forbes, B.C., 1996. Plant communities of archaeological sites, abandoned dwellings,

- and trampled tundra in the Eastern Canadian Arctic: a multivariate analysis. *Arctic* 49, 141–154.
- Forman, S.L., Mann, D., Miller G.H., 1987. Late Weichselian and Holocene relative sea-level history of Bröggerhalvöya, Spitsbergen. *Quaternary Research* 27, 41–50.
- Friedl, T., Büdel, B., 2008. Photobionts, In: Nash, T.H., (Eds.), *Lichen biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 9–26.
- Gauslaa, Y., Solhaug, K.A., 2004. Photoinhibition in lichens depends on cortical characteristics and hydration. *Lichenologist* 36, 133–143.
- Gaßmann, A., Ott, S., 2000. Growth Strategy and the Gradual Symbiotic Interactions of the Lichen *Ochrolechia frigida*. *Plant Biology* 2, 368–378.
- Green, T.G.A., Lange, O.L., 1994. Photosynthesis in poikilohydric plants: a comparison of lichens and bryophytes. In: Schulze E.D., Caldwell M.C., (Eds.), *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer, Berlin Heidelberg, New York, pp 319–341.
- Green, T.G.A., Schlensog, M., Sancho, L.G., Winkler, J.B., Broom, F.D., Schroeter, B., 2002. The photobiont determines the pattern of photosynthetic activity within a single lichen thallus containing cyanobacterial and green algal sectors (photosymbiodeme). *Oecologia* 130, 191–198.
- Hale Jr., M.E., 1955. Studies on the chemistry and distribution of North American lichens (1–5). *Bryologist* 58, 242–246.
- Hale Jr., M.E., 1981. Pseudocyphellae and pored epicortex in the Parmeliaceae: their

- delimitation and evolutionary significance. *Lichenologist* 13, 1–10.
- Hale Jr., M.E., 1983. *The Biology of Lichens*. London. Edward Arnold Publishers, London.
- Harris, G.P., 1971. The Ecology of Corticolous Lichens: II. The Relationship between Physiology and the Environment. *Journal of Ecology* 59, 441–452.
- Hauck, M., Dulamsuren, C., Mühlenberg, M., 2007. Lichen diversity on steppe slopes in the northern Mongolian mountain taiga and its dependence on microclimate. *Flora* 202, 530–546.
- Heber, U., Azarkovich, M., Shuvalov, V., 2007. Activation of mechanisms of photoprotection by desiccation and by light: poikilohydric photoautotrophs. *Journal of Experimental Botany* 58, 2745–2759.
- Helms, G., Friedl, T., Rambold, G., Mayrhofer, H., 2001. Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *Lichenologist* 33, 73–86.
- Helms, G., 2003. Taxonomy and symbiosis in associations of Physciaceae and Trebouxia. Ph.D. Thesis, University of Gottingen, Germany.
- Hodkinson, I.D., Coulson, S.J., Webb, N.R., 2003. Community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic: vegetation and soil development in north-west Svalbard. *Journal of Ecology* 91, 651–663.
- Holt, E.A., McCune, B., Nitlich, P., 2006. Defining a successional metric for lichen

- communities in the arctic tundra. *Antarctic and Alpine Research* 38, 373–377.
- Holt, E.A., McCune, B., Nitlich, P., 2007. Succession and community gradients of arctic macrolichens and their relation to substrate, topography, and rockiness. *Pacific Northwest Fungi* 2, 1–21.
- Honegger, R., 1991. Functional aspects of the lichen symbiosis. *Annual Review of Plant Biology* 42, 553–578.
- Honegger, R., 2009. Lichen-forming fungi and their photobionts. In: *Plant Relationships*, 2nd Edition The Mycota V H. Deising (Eds.), Springer, Heidelberg, New York, The Mycota 5(2), pp. 307–333.
- Ihlen, P.G., Fryday, A.M., 2004. *Rhizocarpon anaperum* new to Svalbard. *Lichenologist* 36, 343–344.
- Inoue, M., 1982. The genera *Lecidea*, *Lecidella* and *Huilia* (Lichens) in Japan. I. *Lecidea*. Ph.D. Thesis, Journal of Science of the Hiroshima University.
- Inoue, T., Kudoh, S., Inoue, M., Uchida, M., Kanda, H., 2011. Three lecideoid lichens new to Svalbard, Norway. *Polar Science* 4, 588–592.
- Jury, W.A., Horton, R., 2004. *Soil Physics* (6th Ed.), John Wiley & Sons, Hoboken.
- Kappen, L., 1973. Response to extreme environments. In Ahmadjian, V., M.E., Hale, (Eds.), *The Lichens*. Academic Press, New York, pp. 311–380.
- Kappen, L., 1993. Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. *Arctic* 46, 297–302.

- Kappen, L., Schroeter, B., 1997. Activity of lichens under the influence of snow and ice, Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology 10, 163–168.
- Kappen, L., Schroeter, B., Hestmark, G., Winkler, J.B., 1996. Field measurements of photosynthesis of umbilicarious lichens in winter. Botanica Acta 109, 292–298.
- Kappen, L., Schroeter, B., Green, T.G.A., Seppelt, R.D., 1998. Chlorophyll a fluorescence and CO<sub>2</sub> exchange on *Umbilicaria aprina* under extreme light stress in the cold. Oecologia 113, 325–331.
- Kojima, S., 2002. A two-year change of arctic vegetation as observed in a permanent plot established in Ny-Ålesund, Svalbard. Polar Bioscience 15, 123–128.
- Kosugi, M., Arita, M., Shizuma, R., Moriyama, Y., Kashino, Y., Koike, H., Satoh, K., 2009. Responses to Desiccation Stress in Lichens are Different from Those in Their Photobionts. Plant and Cell Physiology 50, 879–888.
- Kranner, I., Birtić, F., 2005. A modulating role for antioxidants in desiccation tolerance. Integrative and Comparative Biology 45, 734–740.
- Kranner, I., Zorn, M., Turk, B., Wornik, S., Beckett, R.R., Batic, F., 2003. Biochemical traits of lichens differing in relative desiccation tolerance. New Phytologist 160, 167–176.
- Kranner, I., Beckett, R., Hochman, A., Nash, T.H., 2008. Desiccation-tolerance in lichens: a review. Bryologist 111, 576–593.
- Kroken, S., Taylor, J.W., 2000. Phylogenetic species, reproductive mode, and



- specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *Bryologist* 103, 645–660.
- Krzewicka, B., Maciejowski, W., 2008. Lichen species from the northeastern shore of Sørkapp Land (Svalbard). *Polar Biology* 31, 1319–1324.
- Lange, O.L., 2003. Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: long-term field monitoring of CO<sub>2</sub> exchange and its physiological interpretation. II. Diel and seasonal patterns of net photosynthesis and respiration. *Flora* 198, 55–70.
- Lange, O.L., Green, T.G.A., 1996. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions. *Oecologia* 108, 13–20.
- Lange, O.L., Meyer, A., Zellner, H., Heber, U., 1994. Photosynthesis and water relations of lichen soil-crusts: Field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology* 8, 253–264.
- Lange, O.L., Green, T.G.A., Heber, U., 2001. Hydration-dependent photosynthetic production of lichens: what do laboratory studies tell us about field performance? *Journal of Experimental Botany* 52, 2033–2042.
- Lange, O.L., Kilian, E., Ziegler, H., 1986. Water vapour uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and bluegreen algae as phycobionts. *Oecologia* 71, 104–110.
- Larcher, W., 1994. *Ökophysiologie der Pflanzen*. 5th ed. Ulmer Verlag, Stuttgart.

- Larson, D.W., 1981. Differential wetting in some lichens and mosses: the role of morphology. *Bryologist* 84, 1–15.
- Larson, D.W., Kershaw, K.A., 1976. Studies on lichen-dominated systems. XVIII. Morphological control of evaporation in lichens. *Canadian Journal of Botany* 54, 2061–2073.
- Lawrey, J.D., 1981. Evidence for competitive release in simplified saxicolous lichen communities. *American Journal of Botany* 68, 1066–1073.
- Longton, R.E., 1988. *Biology of Polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lechowicz, M.J., Adams, M.S., 1973. Net photosynthesis of *Cladonia mitis* (Sand.) from sun and shade sites on the Wisconsin pine barrens. *Ecology* 54, 413–419.
- Nash III T.H., 2008. *Lichen Biology*, Cambridge University Press. New York.
- Ohtsuka, T., Adachi, M., Uchida, M., Nakatsubo, T., 2006. Relationships between vegetation types and soil properties along a topographical gradient in the northern coast of the Brogger Peninsula, Svalbard. *Polar Bioscience* 19, 63–72.
- Okitsu, S., Minami, Y., Kanda, H., 1998. Relationship between plant occurrences and surface conditions on a recently deglaciated moraine at Ny-Ålesund, Svalbard, Arctic Norway. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology* 11, 119–127.
- Osyczka, P., Wełgrzyn, M., 2008. Lichens on lignum in the coastal regions of western Spitsbergen (Svalbard). *Biologia* 63, 1069–1072.

- Pennisi, E., 2001. A molecular approach to mushroom hunting. *Science* 293, 1027–1028.
- Purvis, O.W., Coppins, B.J., Hawksworth, D.L., Moore, D.M., 1992. The Lichen of Great Britain and Ireland. The British Lichen Society, London.
- Piercey-Normore, M.D., DePriest, P.T., 2001. Algal-switching among lichen symbioses. *American Journal of Botany* 88, 1490–1498.
- Pérez-Ortega, S., Ortiz-Álvarez, R., Green, T.G.A., de los Ríos, A., 2012. Lichen myco- and photobiont diversity and their relationships at the edge of life (McMurdo Dry Valleys, Antarctica). *FEMS Microbiology Ecology* 82, 429–448.
- Reiter, R., Höftberger, M., Green, T.G.A., Türk, R., 2008. Photosynthesis of lichens from lichen-dominated communities in the alpine/nival belt of the Alps–II: Laboratory and field measurements of CO<sub>2</sub> exchange and water relations. *Flora* 203, 34–46.
- Ried, A., 1960. Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub und Krustenflechten. *Biol Zentralbl* 79, 129–151.
- Rodnikova, I.M., 2012. Effect of Environmental Conditions on Morphological, Ecological and Geographic Characteristics of Lichens in Coastal Habitats. *Russian Journal of Ecology* 43, 97–100.
- Romeike, J., Friedl, T., Helms, G., Ott, S., 2002. Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* (Lichenized Ascomycetes) along a transect of

- the Antarctic Peninsula. *Molecular Biology and Evolution* 19, 1209–1217.
- Sancho, L.G., Kappen, L., 1989. Photosynthesis and water relations and the role of anatomy in Umbilicariaceae (lichenes) from central Spain. *Oecologia* 81, 473–480.
- Schipperges, B., 1992. Patterns of CO<sub>2</sub> gas-exchange and thallus water content in Arctic lichens along a ridge profile near Ny-Ålesund, Svalbard. *Polar Research* 11, 47–68.
- Schreiber, U., Bilger, W., Hormann, H., Neubauer, C., 1998. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: Basics and some aspects of practical relevance. In: Raghavendra, A.S., (Eds.), *Photosynthesis: A Comprehensive Treatise*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 320–336.
- Schroeter, B., Green, T.G.A., Seppelt, R.D., Kappen, L., 1992. Monitoring photosynthetic activity of crustose lichens using a PAM-2000 fluorescence system. *Oecologia* 92, 457–462.
- Schwendener, S., 1896. Das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen. *Sber. kon. preuss. Akad. Wiss. Berlin* 4, 535–46. Also in: *Gesammelte botanische Mittheilungen* 2, 197–210.
- Seaward, M.R.D., 1988. Contribution of lichens to ecosystems. In Galun, M., (Eds.) *Handbook of Lichenology*, Vol. II. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 107–129.
- Škaloud, P., Peksa, Ö., 2010. Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54,

36-46.

Smith, R.I.L., 1982. Plant succession and re-exposed moss banks on a deglaciaded headland in Arthur Harbour, Anvers Island. *British Antarctic Survey Bulletin* 51, 193–199.

Smith, R.I.L., 1993. The role of bryophyte propagule banks in primary succession: case study of an Antarctic fellfield soil. In: Miles, J., Walton, D.W.H., (Eds.) *Primary succession on land*. Blackwell, Oxford, pp. 55–77.

Smith, C.W., Aptroot, A., Coppins, B.J., Fletcher, A., Gilbert, O. L., James, P.W., et al. (Eds.), 2009. *The Lichens of Great Britain and Ireland*. The British Lichen Society, London, UK.

Solhaug, K.A., Gauslaa, Y., Nybakken, L., Bilger, W., 2003. UV-induction of sun-screening pigments in lichens. *New Phytologist* 158, 91–100.

Spridille, T., Thor, G., Bunnell, F.L., Goward, T., Björk, C. R., 2008. Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. *Ecography* 31, 741–750.

Tetens, O., 1930. Über einige meteorologische begriffe. *Z Geophys* 6, 297–309.

Thomson, J.W., 1984. *American Arctic Lichens*, volume 1. The Macrolichens. University of Wisconsin Press, Madison.

Thomson, J.W., 1997. *American Arctic Lichens*, volume 2. The Microlichens. University of Wisconsin Press, Madison.

- Thornley, J.H.M., 1976. A survey of some light-response curves. In: Thornley, J.H.M. (Eds.), *Mathematical models in plant physiology*. Academic Press, London, pp. 93–95.
- Uchida, M., Nakatsubo, T., Kanda, H., Koizumi, H., 2006. Estimation of the annual primary production of the lichen *Cetrariella delisei* in a glacier foreland in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Polar Research* 25, 39–49.
- Uchida, M., Muraoka, H., Nakatsubo, T., Bekku, Y., Ueno, T., Kanda, H., Koizumi, H., 2002. Net photosynthesis, respiration, and production of the moss *Sanionia uncinata* on a glacier foreland in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34, 287–292.
- Uchida, M., Kishimoto, A., Muraoka, H., Nakatsubo, T., Kanda, H., Koizumi, H., 2010. Seasonal shift in factors controlling net ecosystem production in a high Arctic terrestrial ecosystem. *Journal of Plant Research* 123, 79–85.
- Veerman, J., Vasil'ev, S., Paton, G.D., Ramanauskas, J., Bruce, D., 2008. Photoprotection in the Lichen *Parmelia sulcata*: The Origins of Desiccation-Induced Fluorescence Quenching. *Plant Physiology* 145, 997–1005.
- Virtanen, R.J., Lundberg, P.A., Moen, J., Oksanen, L., 1997. Topographic and altitudinal patterns in plant communities on European arctic islands. *Polar Biology* 17, 95–113.

- Vittoz, P., Camenisch, M., Mayor, R., Miserere, L., Vust, M., Theurillat, J.P., 2010. Subalpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss Inner Alps. *Botanica Helvetica* 120, 139–149.
- Walker et al., 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science* 16, 267–282.
- Walter, H., 1973. *Vegetation of the earth in relation to climate and the eco-physiological conditions*. English Universities Press, New York.
- White, F.J., James, P.W., 1985. A new guide to microchemical techniques for the identification of lichen substances. *British Lichen Society Bulletin* 57, 1–40.
- White, J.J., Zar, J.H., 1968. Relationships between saturation deficit and the survival and distribution of terrestrial isopods. *Ecology* 49, 556–559.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M.A., Gelfand, D.H., Sninsky, J.J., White, T. J., (Eds.), *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, pp. 315–322.
- Wynn-Williams, D.D., 1993. Microbial processes and initial stabilisation of fellfield. In: Miles, J., Walton, D.W.H., (Eds.) *Primary Succession on Land*. Special Publication No. 12 of The British Ecological Society, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 17–32.

- Yuan, X., Xiao, S., Taylor, T.N., 2005. Lichen-like symbiosis 600 million years ago. *Science* 308, 1017–1020.
- van der Wal, R., Brooker, R., Cooper, El., Langvatn, R., 2001. Differential effects of reindeer on high Arctic lichens. *Journal of Vegetation Science* 12, 705–710.
- Øvstedal, D.O., Lewis Smith, R.I.L., 2001. Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- 土壤環境分析法編集委員会編, 1997. 土壤環境分析法. 博友社, 東京.
- 柏谷博之, 2009. 地衣類のふしぎ: コケでないコケとはどういうこと? 道ばたで見かけるあの“植物”の正体とは?, ソフトバンククリエイティブ株式会社, 東京.



## 表の部

### 学位論文

「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」

2012 年 12 月

井上 武史（総合研究大学院大学・複合科学研究科・極域科学専攻）

Table 2-1a 1994年に行なわれた植生調査で採取されたサンプルより同定された樹枝状地衣、葉状地衣。数字はFig. 2-1に示すそれぞれの種の発見された調査ポイント。

### 樹枝状地衣

<i>Alectoria nigricans</i> (Ach.) Nyl.	15-17
<i>Cetraria aculeata</i> (Schreb.) Fr., Nov. Sched. Crit.	1-3
<i>Cetraria islandica</i> f. platyna (Ach.) Ach.	1-35, 37-39, 41-45
<i>Cetrariella delisei</i> (Bory ex Schaer.) Kärnef. & Thell comb. nov.	1-39, 41-49, 51, 52, 61, 62-66, 68-73
<i>Cetrariella fastigiata</i> (Delise ex Nyl.) Kärnefelt & A.Thell	61
<i>Cladonia arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> (Sandst.) Ruoss	12, 33, 34, 73
<i>Cladonia</i> cf. <i>cornuta</i> (L.) Hoffm.	1, 27, 28, 30, 38, 70, 71, 73
<i>Cladonia</i> cf. <i>chlorophaea</i> (Sommerf.) Spreng.	2, 7, 8, 10, 12, 14, 24, 26, 28, 30, 33, 34, 38
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.	2, 3, 9, 11-15, 18, 24, 27, 33, 34, 38, 70
<i>Cladonia luteoalba</i> Wheldon & A. Wilson	12, 18, 25
<i>Cladonia</i> cf. <i>merochlorophaea</i> Asahina	2, 4, 7, 8, 11, 12, 14, 15, 23, 25, 26, 33, 34, 44, 45,
<i>Cladonia pleurota</i> (Flörke) Schaer.	
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	9, 39
<i>Cladonia symphylicarpa</i> (Flörke) Schaer.	1, 39
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) F.H.Wigg.	13, 23, 70
<i>Flavocetraria cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt & A. Thell comb. nov.	2, 4, 8,
<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Kärnef. & Thell comb. nov.	1, 2, 5-9, 11, 12, 14-20, 22-26, 33, 45
<i>Pseudephebe pubescens</i> (L.) M.Choisy	2, 8, 16
<i>Sphaerophorus fragilis</i> (L.) Pers.	2, 24
<i>Sphaerophorus globosus</i> (Huds.) Vain.	3, 7, 16, 22, 23, 25, 26, 33, 34
<i>Stereocaulon arcticum</i> Lynge	73
<i>Stereocaulon</i> cf. <i>botryosum</i> Ach.	10
<i>Stereocaulon grande</i> (Magn.) Magn.	1, 2, 4, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 24, 27, 32, 36, 73
<i>Stereocaulon paschale</i> (L.) Hoffm.	2-5, 8, 9, 10, 12, 13, 17, 21, 24, 25, 27, 31, 33-36,
	38, 39, 43, 44, 52, 64, 65, 68, 70, 71, 73
<i>Thamnotia subliiformis</i> (Ehrh.) W.L.Culb.	12, 16, 20

### 葉状地衣

<i>Pannaria pezizoides</i> (Weber) Trevis.	3, 13,
<i>Parmelia</i> cf. <i>omphalodes</i> (L.) Ach.	2, 12
<i>Peltigera</i> cf. <i>rufescens</i> (Weiss) Humb.	4, 13
<i>Peltigera venosa</i> (L.) Hoffm.	8, 13, 23, 44
<i>Physcia</i> cf. <i>tenella</i> (Scop.) Nyl.	9
<i>Physconia muscigena</i> (Ach.) Poelt	12
<i>Psoroma hypnorum</i> (Vahl) Gray	2, 3, 7, 10-12, 14, 15, 17, 18, 20, 22-26, 32, 33, 38,
	44, 45, 67, 70-73
<i>Solorina crocea</i> (L.) Ach.	14
<i>Solorina saccata</i> Ach.	1, 3, 5, 6, 20, 28, 68
<i>Umbilicaria hyperborea</i> (Ach.) Hoffm.	2, 23

Table 2-1b 1994年に行なわれた植生調査で採取されたサンプルより同定された固着地衣。数字はFig. 2-1に示すそれぞれの種が発見された調査ポイント。\*: Inoue et al. 2011で新産種として報告した地衣類。

---

固着地衣

<i>Amandinea coniops</i> (Wahlenb. in Ach.)	6
<i>Arthrorhaphis alpina</i> (Schaer.) R. Sant.	16
<i>Bacidia trachona</i> (Ach.) Lett.	19
<i>Biatora</i> cf. <i>cuprea</i> (Sommerf.) Fr.	1, 69
<i>Biatora</i> cf. <i>vernalis</i> (L.) Fr.	12, 34, 67, 69, 73
<i>Biatora subduplex</i> (Nyl.)	3, 4, 7, 11, 14, 27, 32, 67–69, 72
<i>Buellia papillata</i> (Sommerf.) Tuck.	3, 12, 71, 72
<i>Buellia geophila</i> (Florke ex Somm.) Lynge.	21
<i>Caloplaca</i> cf. <i>ammiospila</i> (Wahlenb. in Ach.)	27, 28, 46, 68, 69
<i>Caloplaca</i> cf. <i>cerina</i> (Ach.) Th. Fr.	17
<i>Caloplaca tetrastoma</i> (Nyl.) Oliv.	23, 69, 72
<i>Candelariella</i> cf. <i>vitellina</i> (Hoffm.) Müll.Arg.	20, 34
<i>Carbonea vorticosa</i> (Flörke) Hertel	2, 8, 36
<i>Collema ceraniscum</i> Nyl.	4, 20, 27, 30, 67–69, 72
<i>Cystocoleus</i> cf. <i>ebeneus</i> (Dillw.) Thwaites.	22, 25
<i>Fuscidea</i> sp.1	2
<i>Lecanora epibryon</i> (Ach.) Ach.	1–4, 6–8, 10, 11, 14, 16, 18, 19–21, 29, 30, 36, 41, 67–69
<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.	20, 46, 68
<i>Lecidea apochroeella</i> Nyl.*	25, 30, 71
<i>Lecidea</i> cf. <i>plana</i> (J.Lahm.) Nyl.	18
<i>Lecidoma demissum</i> (Rutstr.) Gotth.Schneid. & Hertel	39
<i>Leciophysma</i> cf. <i>finmarkicum</i> Th. Fr.	4, 6, 8, 10, 12, 16, 17, 20, 27, 28, 37, 41, 67–69, 72
<i>Lopadium coralloideum</i> (Nyl.) Lynge	2, 3, 15, 29, 31, 34
<i>Megaspora verrucosa</i> (Ach.) Hafellner & V.Wirth	4, 6–8, 16–19, 25, 27, 29, 36, 37, 39, 41, 43, 48, 55, 59, 64, 65, 69
<i>Melanelia stygia</i> (L.) Essl.	2, 8, 11, 23
<i>Micarea assimilata</i> (Nyl.) Coppins	3, 4, 10, 11, 16, 17, 20, 37, 38, 44, 67, 73
<i>Micarea incrassata</i> Hedl.	45
<i>Mycobilimbia berengeriana</i> (A.Massal.) Hafellner & V.Wirth	14, 39
<i>Mycobilimbia sabuletorum</i> (Schreb.) Hafellner	14
<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold	2, 68, 72
<i>Ochrolechia frigida</i> (Sw.) Lynge	1–39, 41–46, 55, 67–73
<i>Polyblastia</i> sp.1	16, 46, 47
<i>Polyblastia</i> sp.2	47, 68, 71
<i>Porpidia</i> cf. <i>speirea</i> (Ach.) Kremp.	7
<i>Porpidia flavocaerulescens</i> (Hornem.) Hertel & A.J.Schwab	10
<i>Rhizocarpon</i> cf. <i>obscuratum</i> (Ach.) Massal.	8
<i>Rhizocarpon cinereovirens</i> (Müll. Arg.) Vain.	3, 7, 10
<i>Rhizocarpon geminatum</i> Körb.	4, 8
<i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC.	2, 3, 36
<i>Rhizocarpon intermediellum</i> Räsänen	7
<i>Rhizocarpon</i> sp.1	4, 8
<i>Rhizocarpon</i> sp.2	1, 2, 4, 15, 16
<i>Rhizocarpon</i> sp.3	6
<i>Rhizoplaca melanophthalma</i> (Ram.) Leuck. & Poelt	1, 10, 15, 16, 69
<i>Rinodina</i> cf. <i>conradii</i> Korb.	5
<i>Rinodina</i> cf. <i>olivaceobrunnea</i> Dodge & Baker	2, 3, 16, 18, 68
<i>Staurothele areolata</i> (Ach.) Lettau.	41, 44
<i>Tremolecia atrata</i> (Ach.) Hertel	7, 15, 36

---

Table 2-2 2007年に行なわれた植生調査で採取されたサンプルより同定された地衣種、\*: Inoue et al. 2011で新産種として報告した地衣類。

#### 固着地衣

<i>Acarospora</i> cf. <i>fuscata</i> (Schr.) Th.Fr.	<i>Micarea incrassata</i> Hedl.
<i>Acarospora</i> sp.	<i>Micarea</i> sp. 1
<i>Amygdalaria panaeola</i> (Ach.) Hertel & Brodo	<i>Miriquidica lulensis</i> (Hellb.) Hertel & Rambold
<i>Aspicilia alboradiata</i> (H. Magn.)	<i>Placynthium</i> sp. 1
<i>Aspicilia</i> cf. <i>subadians</i> (Nyl.) Hue	<i>Polyblastia</i> sp.1
<i>Aspicilia</i> sp. 1	<i>Porpidia contraponenda</i> (Arnold) Knoph & Hertel *
<i>Biatora</i> sp. 1	<i>Porpidia merinodes</i> Körb. Gowan & Ahti
<i>Buellia aethalea</i> (Ach.) Th.Fr.	<i>Porpidia speirea</i> (Ach.) Kremp.
<i>Buellia</i> cf. <i>nivalis</i> (Bagl. & Car.)Hertel	<i>Porpidia trullisata</i> (Ach.) Körb.
<i>Buellia vilis</i> Th. Fr.	<i>Pseudephebe minuscula</i> (Nyl. ex Arnold) Brodo & Hawksw.
<i>Caloplaca</i> cf. <i>crenularia</i> (With.) Laundon	<i>Rhizocarpon chioneum</i> (Norm.) Th. Fr.
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll.Arg.	<i>Rhizocarpon cinereovirens</i> (Müll. Arg.) Vain.
<i>Carbonea atronivea</i> (Arnold) Hertel	<i>Rhizocarpon expallescentes</i> Th. Fr.
<i>Carbonea vorticosa</i> (Flörke) Hertel	<i>Rhizocarpon ferax</i> H. Magn.
<i>Farnoldia</i> cf. <i>micropsis</i> (A. Massal.) Hertel	<i>Rhizocarpon geminatum</i> Körb.
<i>Hymenelia</i> sp. 1	<i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC.
<i>Lecania</i> sp. 1	<i>Rhizocarpon grande</i> (Flörke) Arnold
<i>Lecanora polytropia</i> (Hoffm.) Rabenh.	<i>Rhizocarpon intermediellum</i> Räsänen
<i>Lecanora</i> sp. 1	<i>Rhizocarpon jemtlandicum</i> (Malme) Malme
<i>Lecidea atrobrunnea</i> (Lam. & DC.) Schaer.	<i>Rhizocarpon obscuratum</i> (Ach.) Massal.
<i>Lecidea auriculata</i> Th. Fr.	<i>Rhizocarpon polycarpum</i> (Hepp) Th. Fr.
<i>Lecidea lapicida</i> (Ach.) Ach.	<i>Rhizocarpon</i> sp. 1
<i>Lecidea leucothallina</i> Arnold *	<i>Rhizocarpon umbilicatum</i> (Ramond) Flagey
<i>Lecidea plana</i> (J.Lahm.) Nyl.	<i>Rhizoplaca melanophthalma</i> Leuck. & Poelt
<i>Lecidea syncarpa</i> Zahlbr.	<i>Rinodina archaea</i> (Ach.) Arnold
<i>Lecidea tessellata</i> (Ach.) Flörke	<i>Rinodina cacuminum</i> (Th. Fr.) Malme
<i>Lecidella bullata</i> Körb.	<i>Rinodina calcigena</i> (Th. Fr.) Lynge
<i>Lecidella</i> cf. <i>alaiensis</i> (Vain.) Hertel	<i>Rinodina</i> sp. 1
<i>Leciophysma finmarkicum</i> Th. Fr.	<i>Tremolecia atrata</i> (Ach.) Hertel
<i>Melanelia hepatizon</i> (Ach.) A.Thell	<i>Xanthoria</i> cf. <i>borealis</i> R. Sant. & Poelt.
<i>Melanelia stygia</i> (L.) Essl.	<i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th Fr.
<i>Melanolecia transitoria</i> (Arnold) Hertel	

#### 葉状地衣

<i>Phaeophyscia nigricans</i> (Flörke) Moberg.	<i>Solorinella</i> sp. 1
<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Fürnr.	<i>Umbilicaria arctica</i> (Ach.) Nyl.
<i>Physcia dubia</i> (Hoffm.) Lettau	

Table 2-3 5種類の地表面構成要素(維管束植物/リター、コケ/リター、混合物リター、クラスト、礫)上に着生する地衣種の常在度表。5種類の基物内(n=10)での1コードあたり出現率10%以上の地衣類を等級(V:>80%, IV:60-80%, III:40-60%, II:20-40%, I:20-10%)で示した。

	コケ/ リター	維管束植物/ リター	混合物リター	クラスト	礫
<i>C. delisei</i>	V	V	V	III	V
<i>F. nivalis</i>		IV			
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>	IV				
<i>C. pleurota</i>				IV	
<i>O. frigida</i>	III	III	IV	V	III
<i>Stereocaulon</i> spp.					III

Table 2-4 5種類の地表面構成要素の水保持に関する物理的性質。含水比-水ポテンシヤル曲線が急速に低下し始める点(変曲点)の含水比(1つの材質について3サンプルの測定値を合わせたもの)、体積含水率、水ポテンシヤルと、最大容量および固相密度。n=3, 統計処理によりa, b, c間には有為差が認められた( $P<0.05$ )。

変曲点	水ポテンシヤル			
	含水比 (%)	体積含水率 (ml/cm <sup>3</sup> )	最大容量 (ml/cm <sup>3</sup> )	固相密度 (g/cm <sup>3</sup> )
維管束植物/リター	26	$2.0 \times 10^{-2}$	$6.7 \times 10^{-1} \pm 1.0 \times 10^{-1}$ b	$9.9 \times 10^{-2} \pm 2.1 \times 10^{-2}$ a
コケ/リター	24	$1.6 \times 10^{-2}$	$8.6 \times 10^{-1} \pm 1.6 \times 10^{-1}$ bc	$7.0 \times 10^{-2} \pm 1.7 \times 10^{-2}$ a
混合物リター	24	$1.1 \times 10^{-2}$	$9.7 \times 10^{-1} \pm 1.0 \times 10^{-1}$ c	$9.1 \times 10^{-2} \pm 2.0 \times 10^{-2}$ a
クラスト	13	$16.1 \times 10^{-2}$	$7.0 \times 10^{-1} \pm 1.0 \times 10^{-1}$ bc	$69.1 \times 10^{-2} \pm 19.8 \times 10^{-2}$ b
礫	5	$0.5 \times 10^{-2}$	$1.4 \times 10^{-1} \pm 1.0 \times 10^{-1}$ a	$144.1 \times 10^{-2} \pm 26.7 \times 10^{-2}$ b

Table 2-5 地衣類5種の主な着生基物と外部形態の特徴。主な着生基物、生育形、地衣体および子柄の高さ、乾物重あたりの大気・基物との接触面積および総乾物重あたりの大気・基物との接触面積比。n=5, 統計処理によりa, b, c間には有為差が認められた(P<0.05)。

	主な着生基物	生育形	地衣体および 子柄の高さ (cm)	接触面積(cm <sup>2</sup> /g)		接触面積比 (大気 : 基物)
				大気	基物	
<i>C. delisei</i>	混合物リター	樹枝状	1.5-2	217±35 a	8±3 a	0.96 : 0.04
<i>F. nivalis</i>	維管束植物/リター	樹枝状	1.0-2	228±22 a	22±5 b	0.91 : 0.09
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>	コケ/リター	樹枝状	2-3	131±31 b	31±17 b	0.81 : 0.19
<i>C. pleurota</i>	クラスト	樹枝状	0.5-1.0	87±21 bc	8±4 a	0.92 : 0.08
<i>O. frigida</i>	クラスト	固着状	0.2-0.5	41±9 c	28±7 b	0.60 : 0.40

Table 2-6 吸湿・蒸発実験により得られた地衣類5種の飽和曲線から計算された初期傾斜(吸湿速度および蒸発速度)と、風乾含水比、相対湿度100 %中と水に直接触れた時の飽和含水比( $WC_{max-air}$ ,  $WC_{max-water}$ )。n=5, 統計処理によりa, b間には有為差が認められた( $P<0.05$ )。

初期傾斜						
	(吸湿速度, ml g <sup>-1</sup> min. <sup>-1</sup> )	(蒸発速度, ml g <sup>-1</sup> min. <sup>-1</sup> )	風乾含水比 (%)	$WC_{max-water}(\%)$	$WC_{max-air}(\%)$	
<i>C. delisei</i>	0.8x10 <sup>-2</sup> ±0.1x10 <sup>-2</sup> b	1.4x10 <sup>-2</sup> ±0.1x10 <sup>-2</sup> b	9.1±0.5 a	215±75 a	77±3 a	
<i>F. nivaris</i>	1.9x10 <sup>-2</sup> ±0.4x10 <sup>-2</sup> a	3.0x10 <sup>-2</sup> ±0.4x10 <sup>-2</sup> a	9.2±1.1 a	411±22 a	75±4 a	
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>	0.8x10 <sup>-2</sup> ±0.1x10 <sup>-2</sup> b	1.6x10 <sup>-2</sup> ±0.2x10 <sup>-2</sup> b	5.7±0.8 a	353±69 a	83±2 a	
<i>C. pleurota</i>	0.6x10 <sup>-2</sup> ±0.1x10 <sup>-2</sup> b	1.6x10 <sup>-2</sup> ±0.6x10 <sup>-2</sup> b	9.6±2.1 a	389±66 a	88±6 a	
<i>O. frigida</i>	0.3x10 <sup>-2</sup> ±0.1x10 <sup>-2</sup> b	0.9x10 <sup>-2</sup> ±0.3x10 <sup>-2</sup> b	9.6±2.7 a	356±69 a	45±4 b	



Table 2-7 5種の地衣体の水保持に関する物理的性質。含水比-水ポテンシャル曲線(1種について3サンプルの測定値を合わせたもの)が急速に低下し始める点(変曲点)の含水比と水ポテンシャル。

	変曲点	
	含水比 (%)	水ポテンシャル (Mpa)
<i>C. delisei</i>	23	-26
<i>F. nivalis</i>	21	-24
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>	24	-25
<i>C. pleurota</i>	22	-22
<i>O. frigida</i>	18	-25

Table 3-1 2010年7月19日(降雨初期)と21日(降雨後の乾燥時)での3種類の基物(礫、コケ/リター、クラスト)に着生する*C. delisei*と*O. frigida*の地衣体の含水比( $WC$ )、大気-地衣体間の水収支( $WB_{a-t}$ )、基物-地衣体間の水収支( $WB_{s-t}$ )、暗条件下で測定されたPSII最大量子収率 ( $n=3$ , 統計処理によりa, b間には有為差が認められた( $P<0.05$ ))。

(日付)種名	着生基物	含水比(%)	$WB_{a-t}$ (%)	$WB_{s-t}$ (%)	PSII最大量子収率
(19 July)					
<i>C. delisei</i>	礫	115 ± 18 a	65 ± 34	33 ± 18	0.34 ± 0.12
	コケ/リター	88 ± 13 a	88 ± 4	-8 ± 8	0.36 ± 0.03
	クラスト	96 ± 15 a	112 ± 64	-33 ± 62	0.34 ± 0.13
<i>O. frigida</i>	礫	127 ± 27 a	33 ± 18	71 ± 10	0.16 ± 0.00
	コケ/リター	149 ± 28 a	48 ± 26	91 ± 2	0.39 ± 0.00
	クラスト	54 ± 30 b	89 ± 33	-45 ± 36	0.35 ± 0.00
(21 July)					
<i>C. delisei</i>	礫	17 ± 2 a	-95 ± 10	-3 ± 12	0.00 ± 0.07
	コケ/リター	15 ± 1 a	-77 ± 16	4 ± 2	0.00 ± 0.09
	クラスト	20 ± 3 a	-81 ± 13	5 ± 2	0.00 ± 0.06
<i>O. frigida</i>	礫	11 ± 1 a	-117 ± 26	1 ± 2	0.00 ± 0.00
	コケ/リター	13 ± 3 a	-142 ± 28	5 ± 2	0.00 ± 0.00
	クラスト	19 ± 2 b	-47 ± 28	12 ± 2	0.33 ± 0.12

Table 4-1 分子生物伝学的手法を用いた共生藻種の検討(1)。地衣体試料および分離した共生藻試料より得られたrDNA遺伝子の ITS1-5.8-ITS2領域の塩基配列をNCBI BLASTで検索した結果、最も高い相同性を示したデータを測定試料ごとに示す。

地衣体	共生藻	登録番号	相同性 (%)
<i>C. delisei</i> _Sokutei	<i>Trebouxia simplex</i>	HQ667316	88
<i>C. delisei</i> 1	<i>Trebouxia simplex</i>	HQ667316	88
<i>C. delisei</i> 2	<i>Trebouxia simplex</i>	HQ667316	88
<i>C. delisei</i> 3	<i>Trebouxia simplex</i>	HQ667316	88
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> _Sokutei	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> 1	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> 2	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i> 3	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. pleurota</i> _Sokutei	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. pleurota</i> 1	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. pleurota</i> 2	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>C. pleurota</i> 3	<i>Asterochloris irregularis</i>	AM905999	100
<i>F. nivaris</i> _Sokutei	<i>Trebouxia jamesii</i>	AY444768	100
<i>F. nivaris</i> 1	<i>Trebouxia jamesii</i>	AY444768	100
<i>F. nivaris</i> 2	<i>Trebouxia jamesii</i>	AY444768	100
<i>F. nivaris</i> 3	<i>Trebouxia jamesii</i>	AY444768	100
<i>O. frigida</i> 1	<i>Trebouxia</i> sp. Mayrhofer13.702	AJ293794	99
<i>O. frigida</i> 2	<i>Trebouxia</i> sp. Mayrhofer13.702	AJ293794	99
<i>O. frigida</i> 3	<i>Trebouxia</i> sp. Mayrhofer13.702	AJ293794	99

Table 4-2 地衣類5種の地衣体の構造的特徴。Fig. 4-1(a-e)に示した地衣体の各部位の共生藻密度と、共生藻密度が最も高かった部分の地衣体(n=32)とその内部の組織(上・下皮層、髓層、藻コロニー、藻コロニー上部菌層)の厚さを示す。統計処理により各種の上中下部での共生藻密度に有為差が認められた部分には\*を示した( $P<0.05$ )。

	共生藻密度(個/25μm × 25μm)			地衣体厚さ (mm)	皮層の厚さ (μm)			
	上部	中部	下部		上皮層	髓層	下皮層	藻コロニー上部菌層
<i>C. delisei</i>	6.1±2.5 *	2.2±1.6	2.1±1.3	1.8±0.4	6-63	25-50	6-63	—
<i>F. nivalis</i>	2.7±2.5 *	1.1±0.8	1.0±1.0	1.3±0.4	13-25	25-63	13-25	—
<i>C. arbuscula ssp. mitis</i>	4.8±5.5 *	1.6±2.0	0.8±1.0	0.3±0.8	—	38-50	—	38
<i>C. pleurota</i>	3.0±1.8	3.2±1.7	2.3±1.6	0.3±0.8	—	63-88	—	6-19
<i>O. frigida</i>	1.9±1.5	—	1.3±1.4	0.6±0.9	13-19	63-120	—	—

Table 4-3 5種の地衣類とそこから分離した共生藻の光合成有効放射(PAR)-電子伝達速度(ETR)曲線(光-光合成曲線, Fig. 4-5)から計算した光合成パラメータ。光-光合成曲線の初期傾斜 $\alpha$ 、飽和光 $E_k$ 、飽和光 $E_k$ 、地衣体-共生藻間のETR低下率の差( $dETR_{t-p}$ )を示す。*O. frigida*地衣体および共生藻の $\alpha$ と $E_k$ は計算エラーと判断されたため結果から除外した。(n=3)

	初期傾斜 $\alpha$				飽和光 $E_k$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )		$dETR_{t-p}$ (%)	
	地衣体		共生藻		地衣体	共生藻	PAR 1004	PAR 1639
							$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
<i>C. delisei</i>	$2.7 \times 10^{-3} \pm 0.1 \times 10^{-3}$		$3.3 \times 10^{-3} \pm 0.9 \times 10^{-3}$		$369 \pm 13$	$334 \pm 82$	$29 \pm 21$	$36 \pm 10$
<i>F. nivalis</i>	$2.1 \times 10^{-3} \pm 0.6 \times 10^{-3}$		$1.9 \times 10^{-3} \pm 0.1 \times 10^{-3}$		$494 \pm 116$	$520 \pm 46$	$-3 \pm 10$	$-18 \pm 22$
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>	$2.4 \times 10^{-3} \pm 0.2 \times 10^{-3}$		$3.0 \times 10^{-3} \pm 0.9 \times 10^{-3}$		$429 \pm 33$	$376 \pm 132$	$23 \pm 26$	$29 \pm 42$
<i>C. pleurota</i>	$2.3 \times 10^{-3} \pm 0.4 \times 10^{-3}$		$2.6 \times 10^{-3} \pm 0.2 \times 10^{-3}$		$423 \pm 100$	$389 \pm 22$	$30 \pm 21$	$37 \pm 42$
<i>O. frigida</i>							$3 \pm 13$	$-4 \pm 24$

Table 4-4 地衣体とそこから分離した共生藻の含水比-電子伝達速度(*ETR*)曲線 (Fig. 4-6ab)から解析されたパラメータ。含水比-*ETR*曲線の光合成活性の低下が始まる含水比(活性低下含水比)と、活性が停止する含水比(活性停止含水比)を示す。

	活性低下含水比(%)		活性停止含水比(%)	
	地衣体	共生藻	地衣体	共生藻
<i>C. delisei</i>	24.5	34.5	16.0	25.5
<i>F. nivalis</i>	31.5	29.0	24.0	9.5
<i>C. arbuscula</i> ssp. <i>mitis</i>	29.5	20.0	23.0	6.5
<i>C. pleurota</i>	27.0	11.5	20.5	2.5
<i>O. frigida</i>	16.0	29.0	2.0	4.0

## 図の部

### 学位論文

「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」

2012 年 12 月

井上 武史（総合研究大学院大学・複合科学研究科・極域科学専攻）

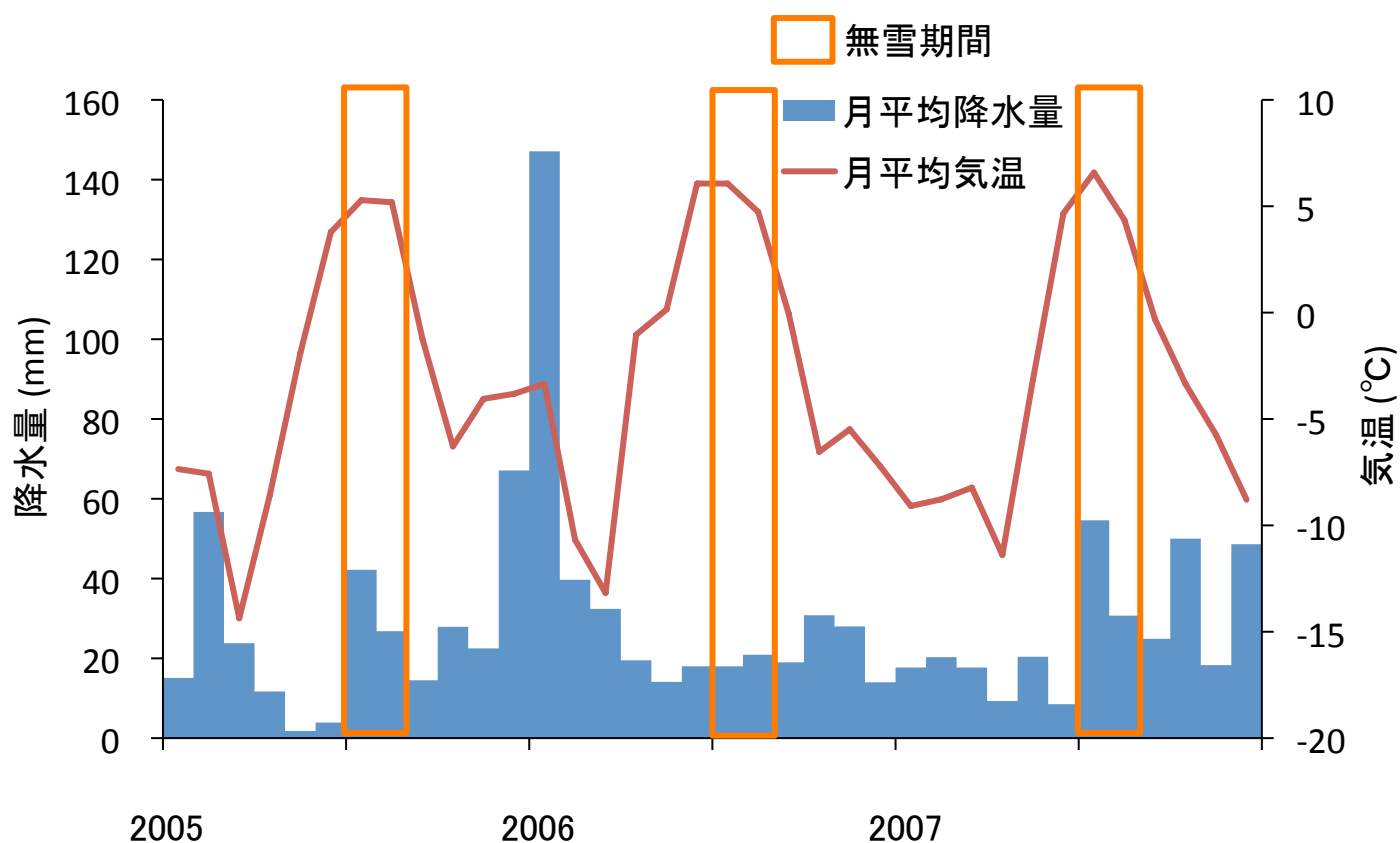


Fig. 1-1 高緯度北極スピッツベルゲン島ブレッガー半島ニーオルスン(78°55'N 11°50'E)で2005年から2007年に記録された隔月の降水量(mm)と平均気温(°C)。夏期の無雪期間と推定される期間を橙色の線で囲んだ。



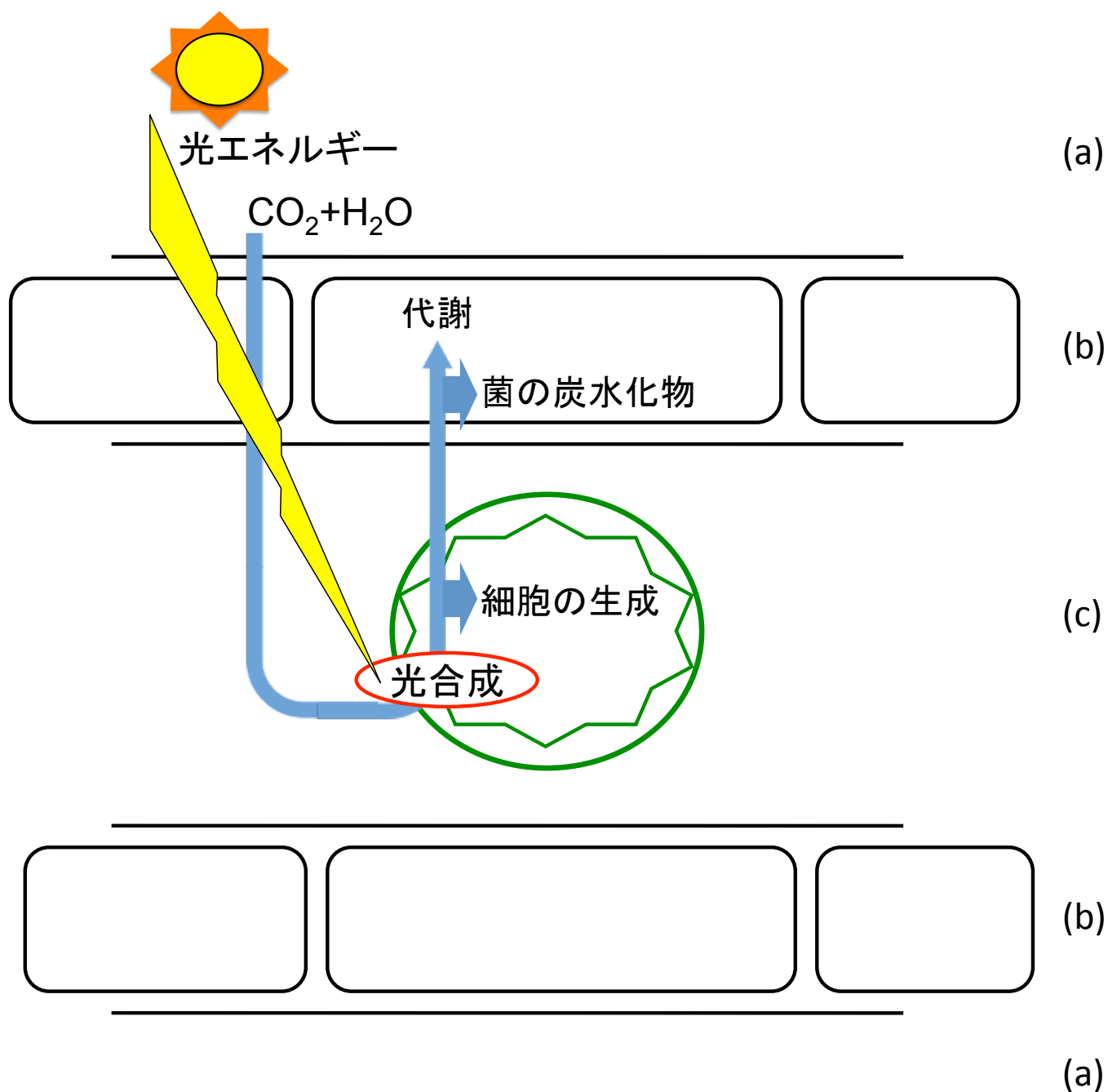
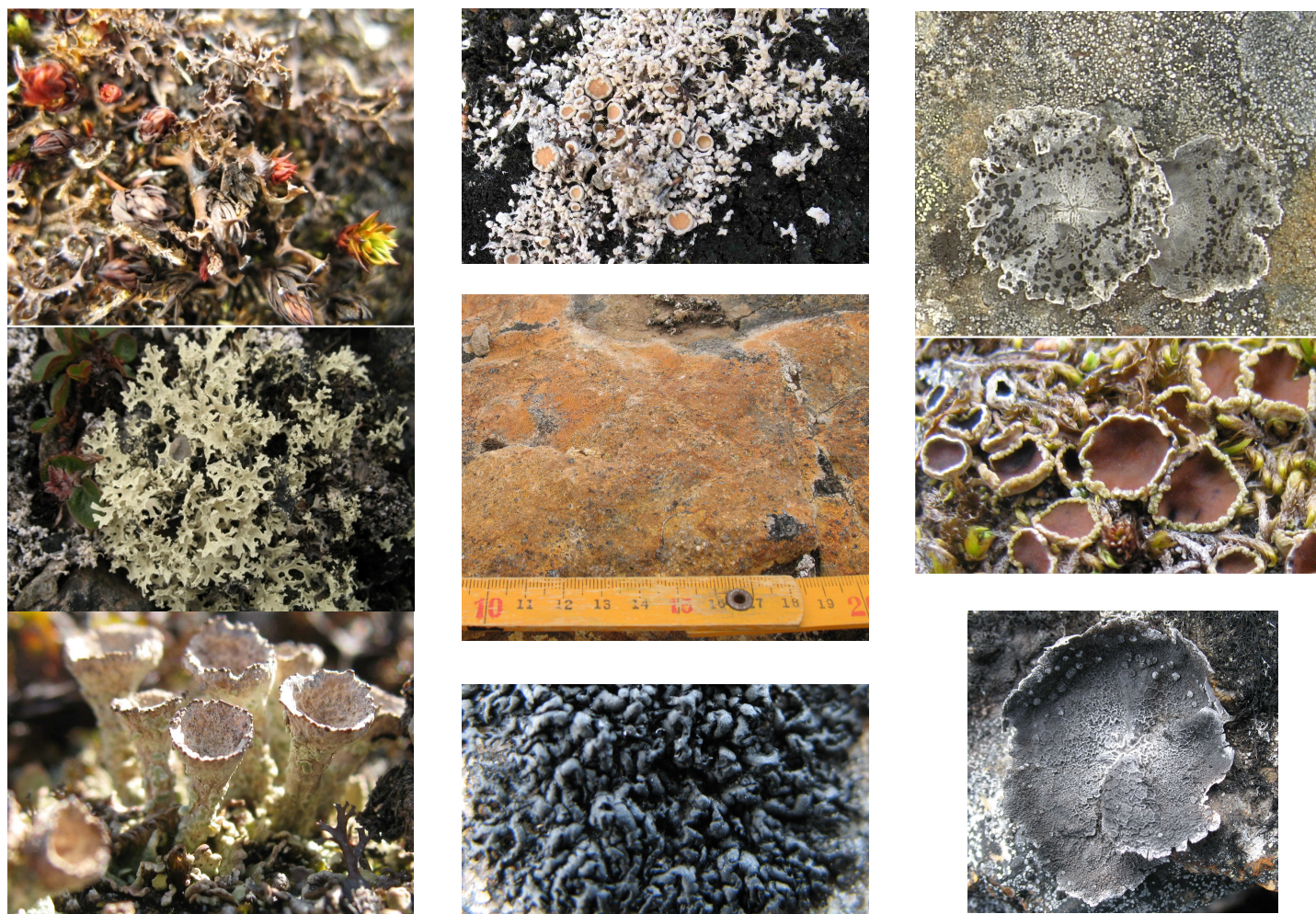


Fig. 1-2 Ahmadjian (1993), Brodo (2001)を参考にした地衣体内の炭素交換と光合成活動の模式図。二酸化炭素( $\text{CO}_2$ )は大気中(a)より共生菌が構成する菌層(b)を通り地衣体内に取り込まれた、光エネルギー、水( $\text{H}_2\text{O}$ )を使い共生藻(c)が光合成を行ない、生成された炭水化物の一部が共生菌に供給される。



樹枝状地衣

固着地衣

葉状地衣

Fig. 1-3 地衣類の生育形。地衣類はその外部形態の特徴により樹枝状、固着、葉状の3種類の生育形に大きく分けられ、さらに詳細な形態的特徴が種ごとに区別されている。

## 地衣類

## 生育環境

地衣類植生調査と優占地衣種の検出(2章)



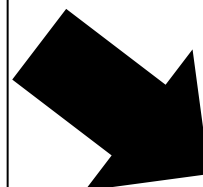
地衣体の形態的特徴による水の獲得  
放出特性(2章)



水利用と光合成活動の特徴(3章)



共生関係による共生藻の光合成活動  
への影響(4章)



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

着生基物ごとの水環境変動特性(2章)



光合成活動に関係する環境条件の  
変動(3章)

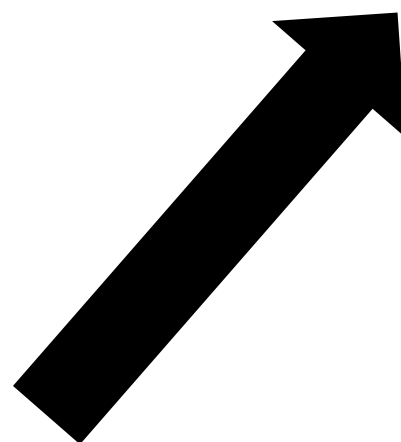


Fig. 1-4 本研究の構成



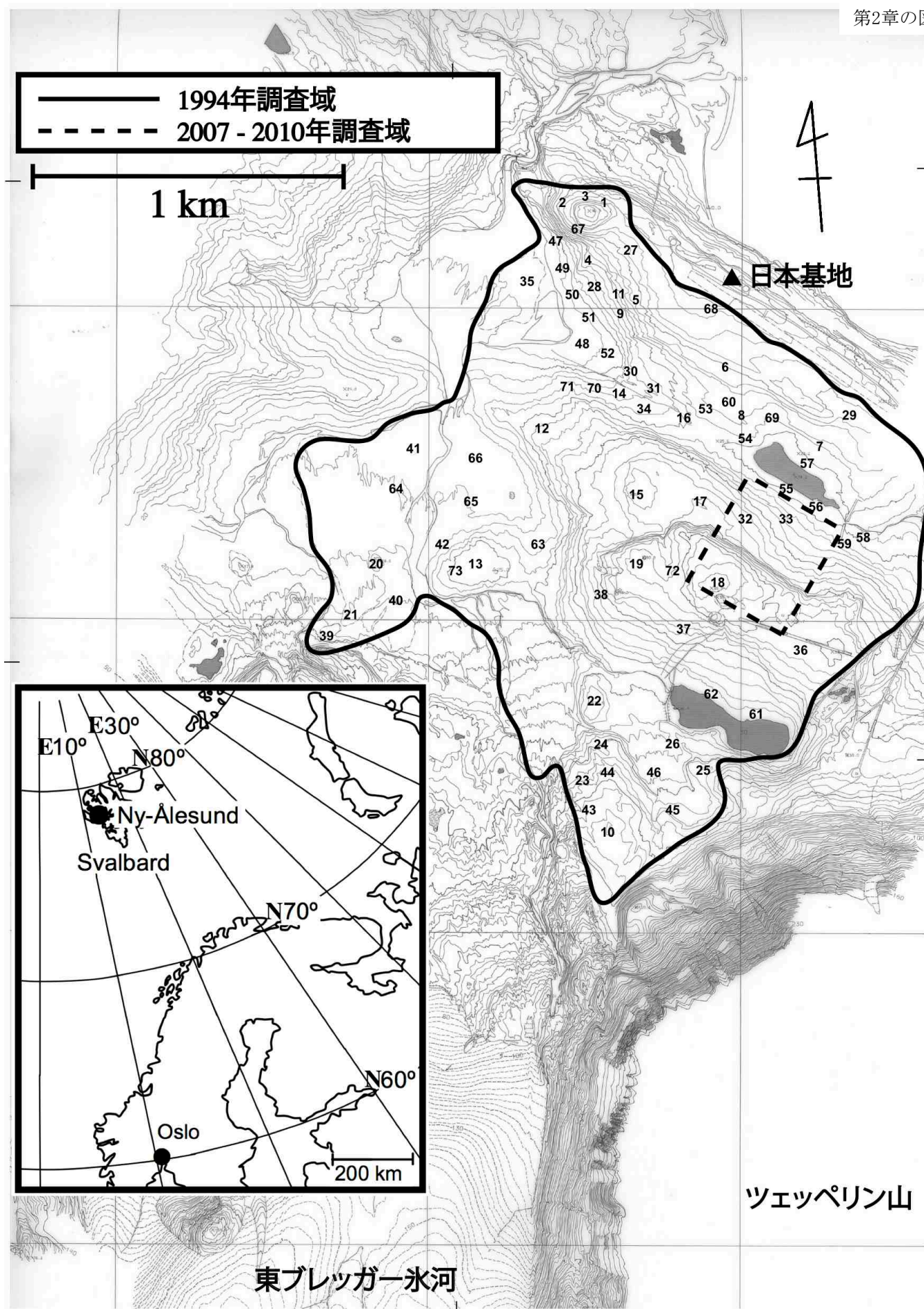


Fig. 2-1 1994年、2007-2010年の調査域。スピッツベルゲン島ニーオルスン(Ny-Ålesund) 東ブレッガー氷河後退域(78°55'N 11°50'E)、等高線の間隔は2 m、▲は日本基地(Rabben)、数字は1994年の調査ポイントを示す。

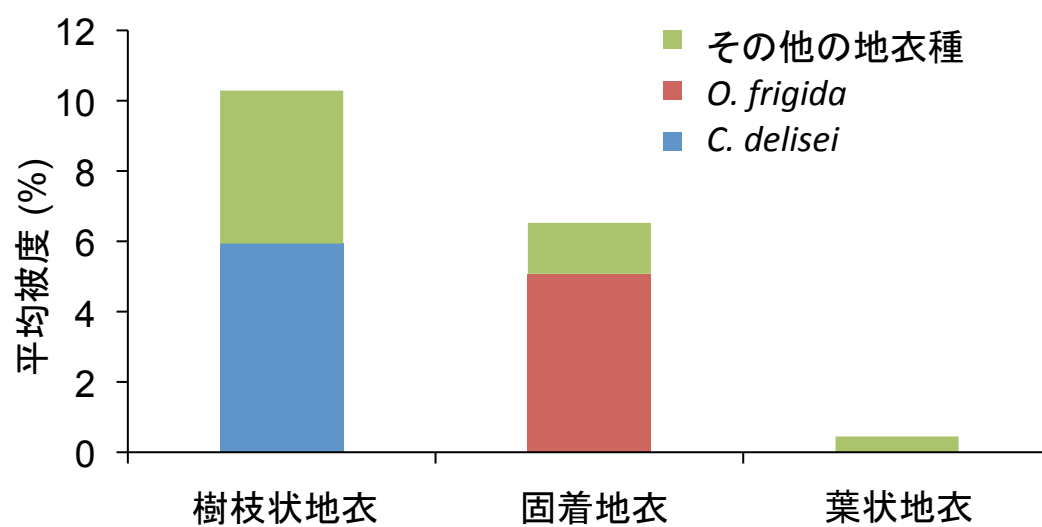


Fig. 2-2 1994年の植生調査により得られた、各生育形の地衣類の平均被度。樹枝状地衣および固着地衣については、優占種である*C. delisei*と*O. frigida*の平均被度も示した(総調査コードラート数=490)。





維管束植物/リター



コケ/リター



混合物リター  
(コケ+維管束植物+地衣体)



Biological soil crust (クラスト)



礫

Fig. 2-3 調査対象とした5種類の地表面構成要素。

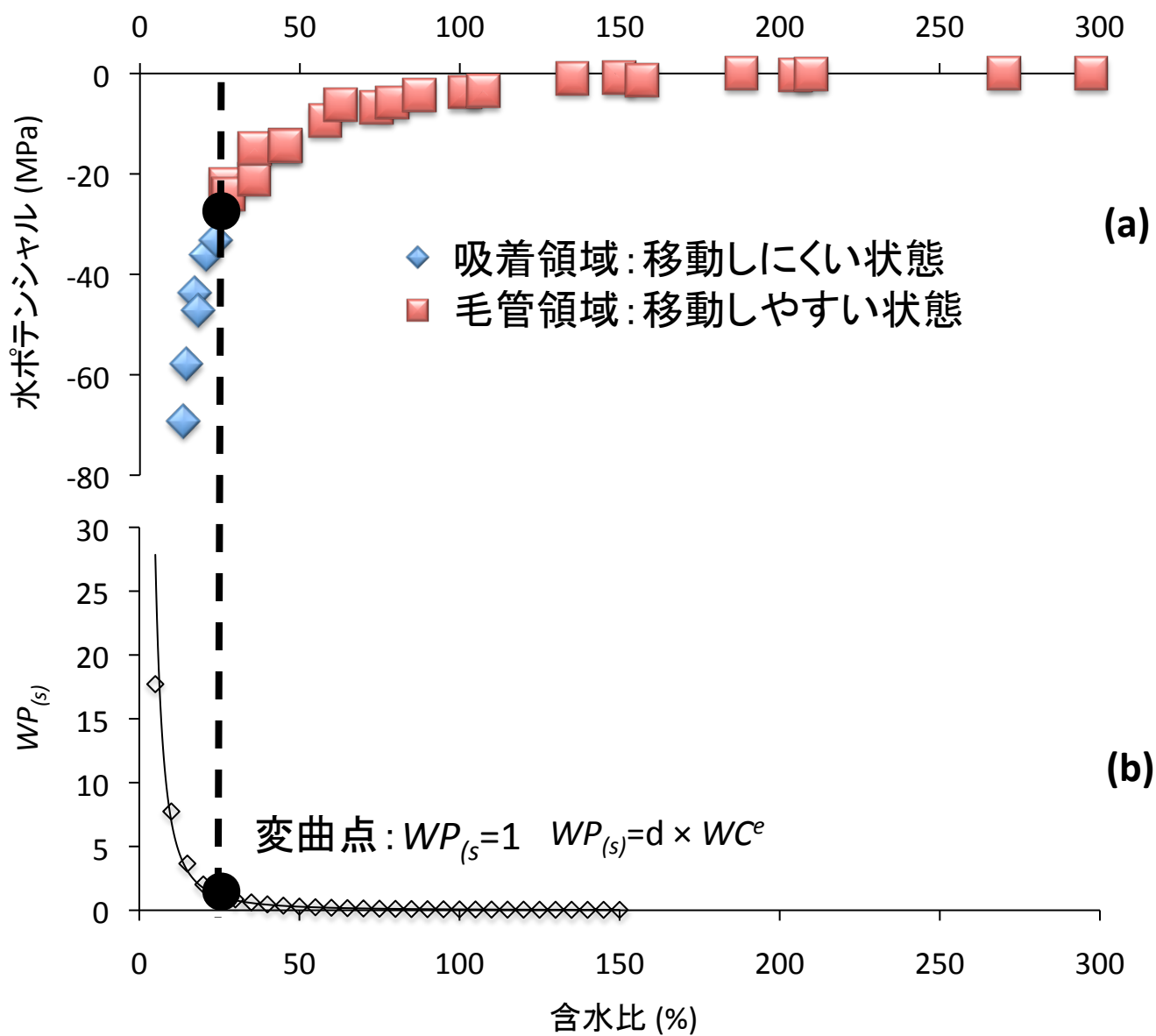
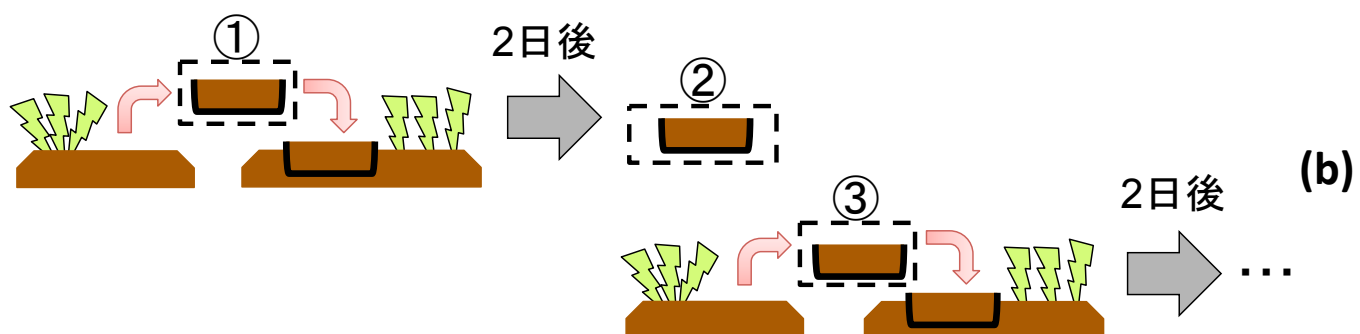


Fig. 2-4 含水比(WC)-水ポテンシャル(WP)曲線の解析。WCの変化に対する(a)WP、(b) 指数グラフで示す5%ごとの傾き( $WP_{(s)}$ )の変化。





(a)



(b)

Fig. 2-5 地表面-大気・地下部間との水収支の調査。(a) 重量測定後プラスチック製容器に入れ替えて採取場所に地下部から切り離した状態で戻した地表面構成要素(コケ/リター)、(b) 水収支の測定行程の模式図 (① $FW_1$ , ② $FW_{rep}$  ③ $FW_2$ )。



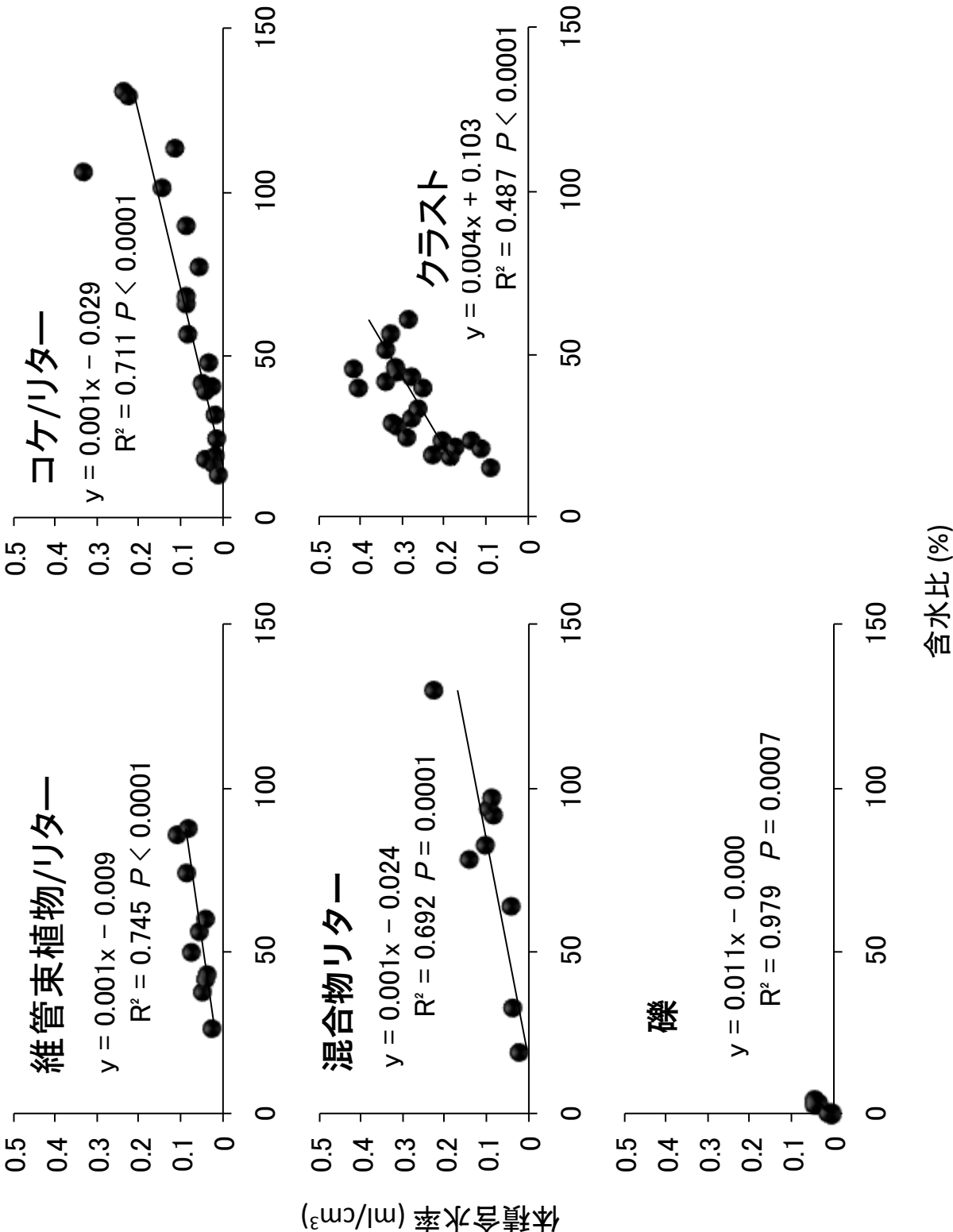


Fig. 2-6 5種類の地表面構成要素の体積含水率(WC)-含水比(WC)の関係式。統計処理により求められたP値が0.05未満ならば有意な相関があることを示す。

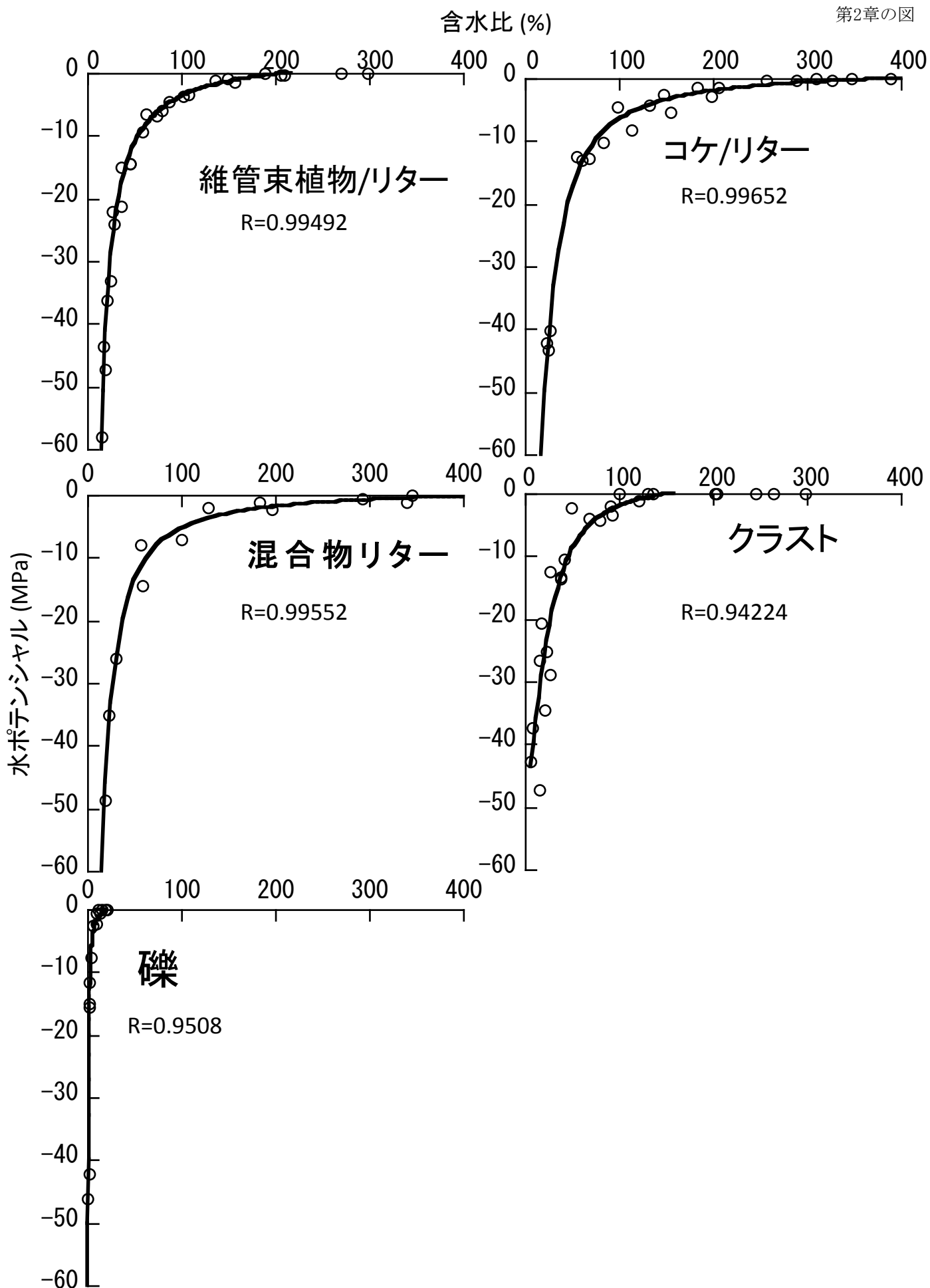


Fig. 2-7 5種類の地表面構成要素(維管束植物/リター、コケ/リター、混合物リター、クラスト、礫)の含水比(WC)-水ポテンシャル(WP)曲線(1つの材質について3サンプルの測定値を合わせたもの。Thornley (1976)を参考に曲線回帰した。

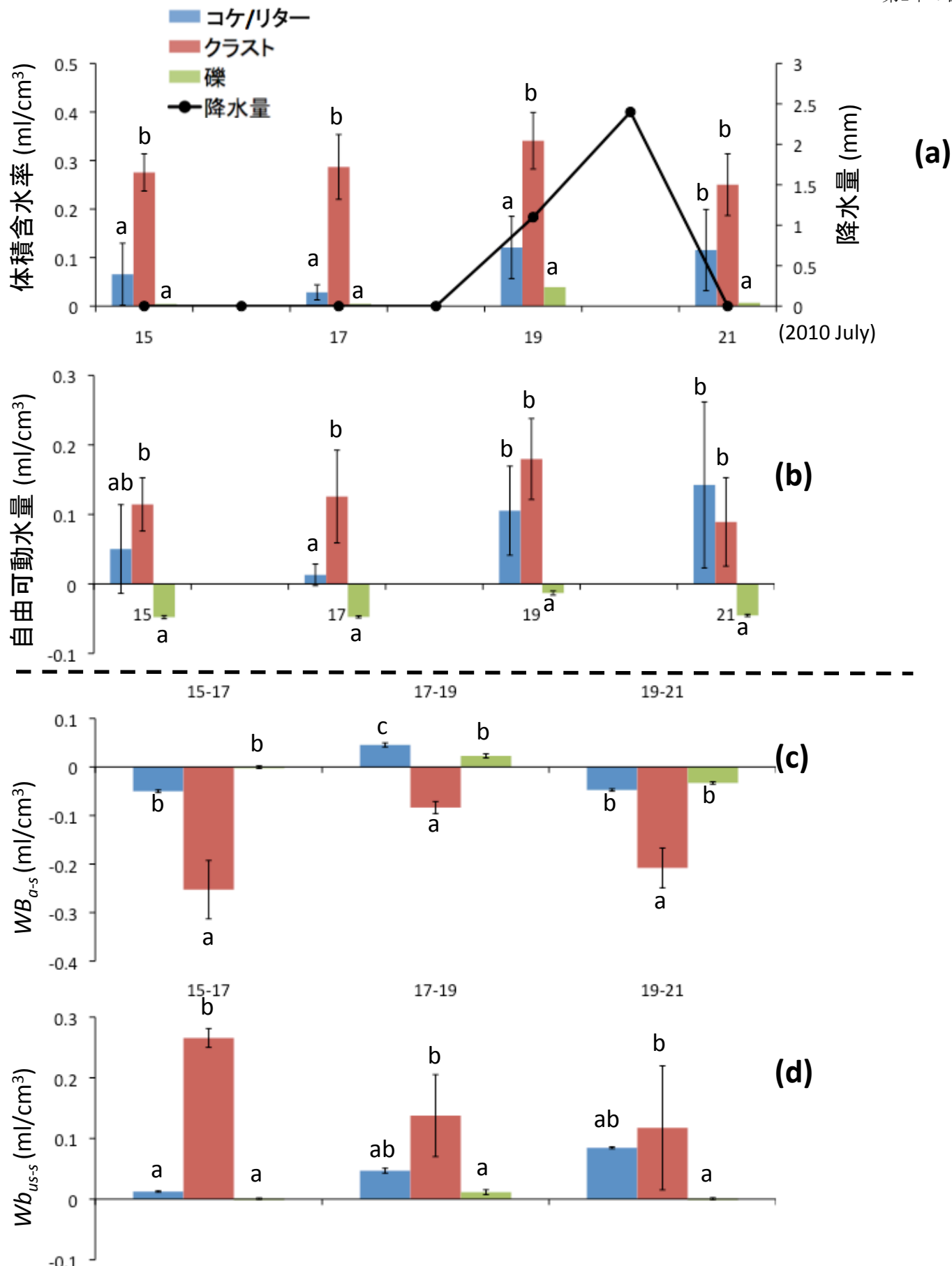
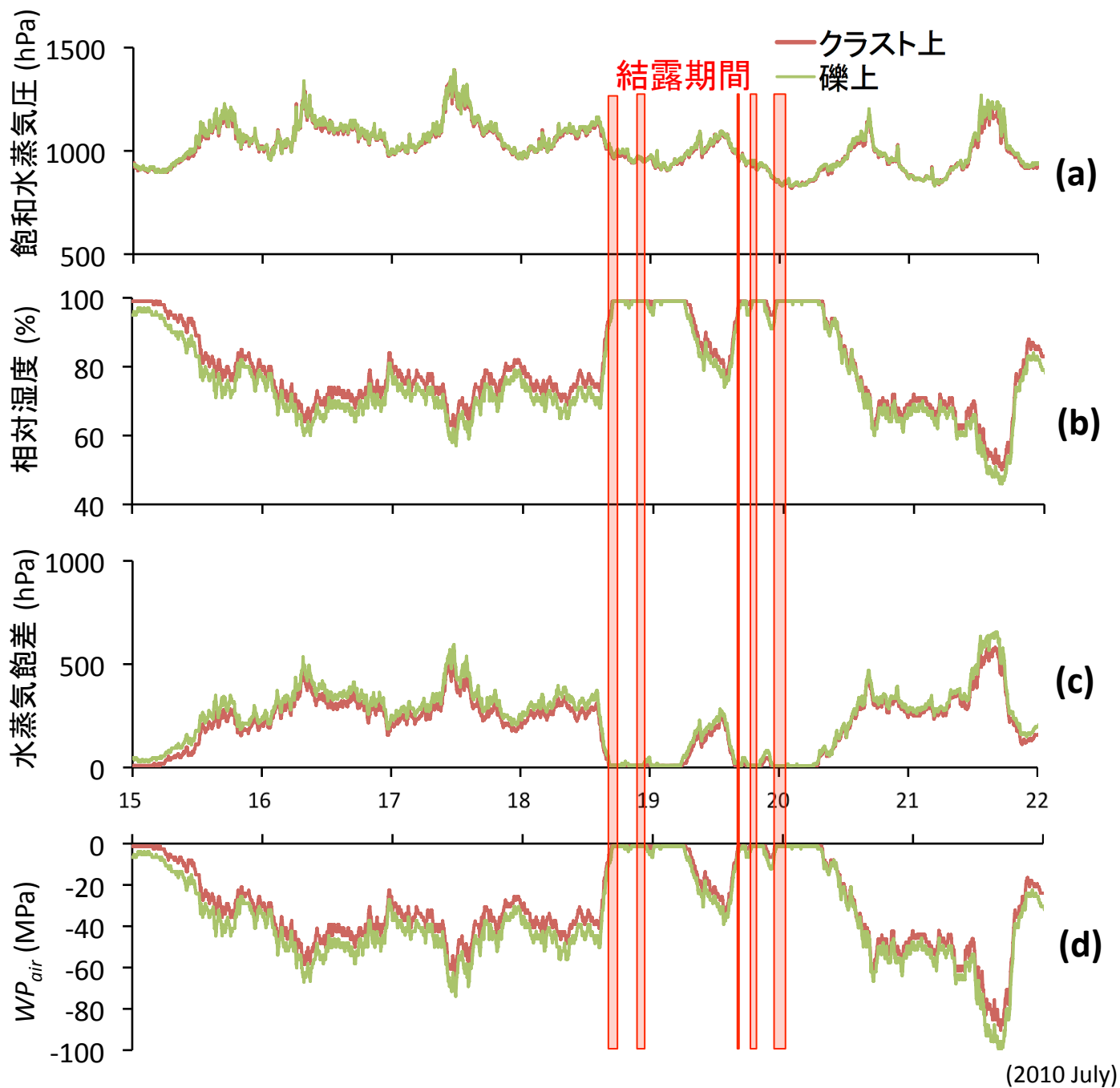


Fig. 2-8 3種類の地表面構成要素(コケ/リター、クラスト、礫)の地衣類生育環境下での水分状態の変化。2010年7月15-21日の2日おきの(a)各地表面構成要素の体積含水率(VWC)と降水量、(b)移動しやすい状態とみなされる水の量(自由可動水量: FMW)と、15-17日、17-19日、19-21日にかけての地表面と(c)大気との水収支( $WB_{a-s}$ )、(d)地下部との水収支( $Wb_{us-s}$ )。統計処理によりa, b, c間には有為差が認められた( $P < 0.05$ )。



(2010 July)

Fig. 2-9 2種類の地表面構成要素(クラスト、礫)上の大気中の水分状態の変化。2010年7月15-21日での、地表面構成要素2種類上の大気の(a)飽和水蒸気圧、(b)相対湿度(RH)、(c)水蒸気飽差、(d)水ポテンシャル( $WP_{air}$ )。

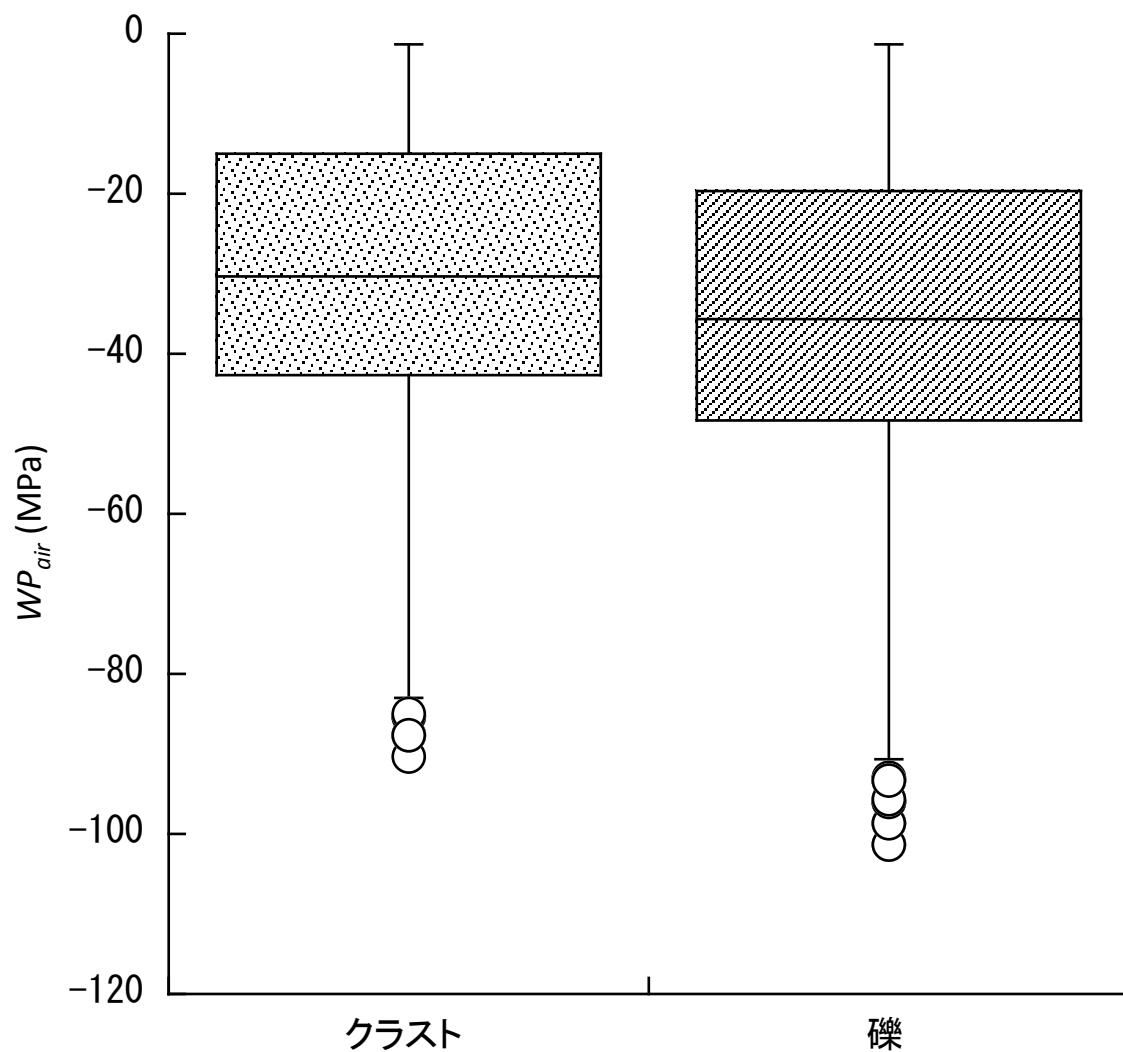


Fig. 2-10 2種類の地表面構成要素(クラスト、礫)上の水分状態の変動の特徴。2010年7月15-21日での各基地表面構成要素の大気の水ポテンシャル( $WP_{air}$ )の全推定結果を箱ひげ図で示した。白抜きの円は外れ値(統計的に平均から大きく離れた測定値)を示した。



*Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.)  
Kärnef. & Thell comb. nov.



*Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnef. & Thell  
comb. nov.



*Cladonia arbuscula* ssp. *mitis* (Sandst.) Ruos



*Cladonia pleurota* (Flörke) Schaer.



*Ochrolechia frigida* (Sw.) Lynge

Fig. 2-11 調査地の各地表面構成要素上で高い出現率を示し、調査対象と定めた5種の地衣類。

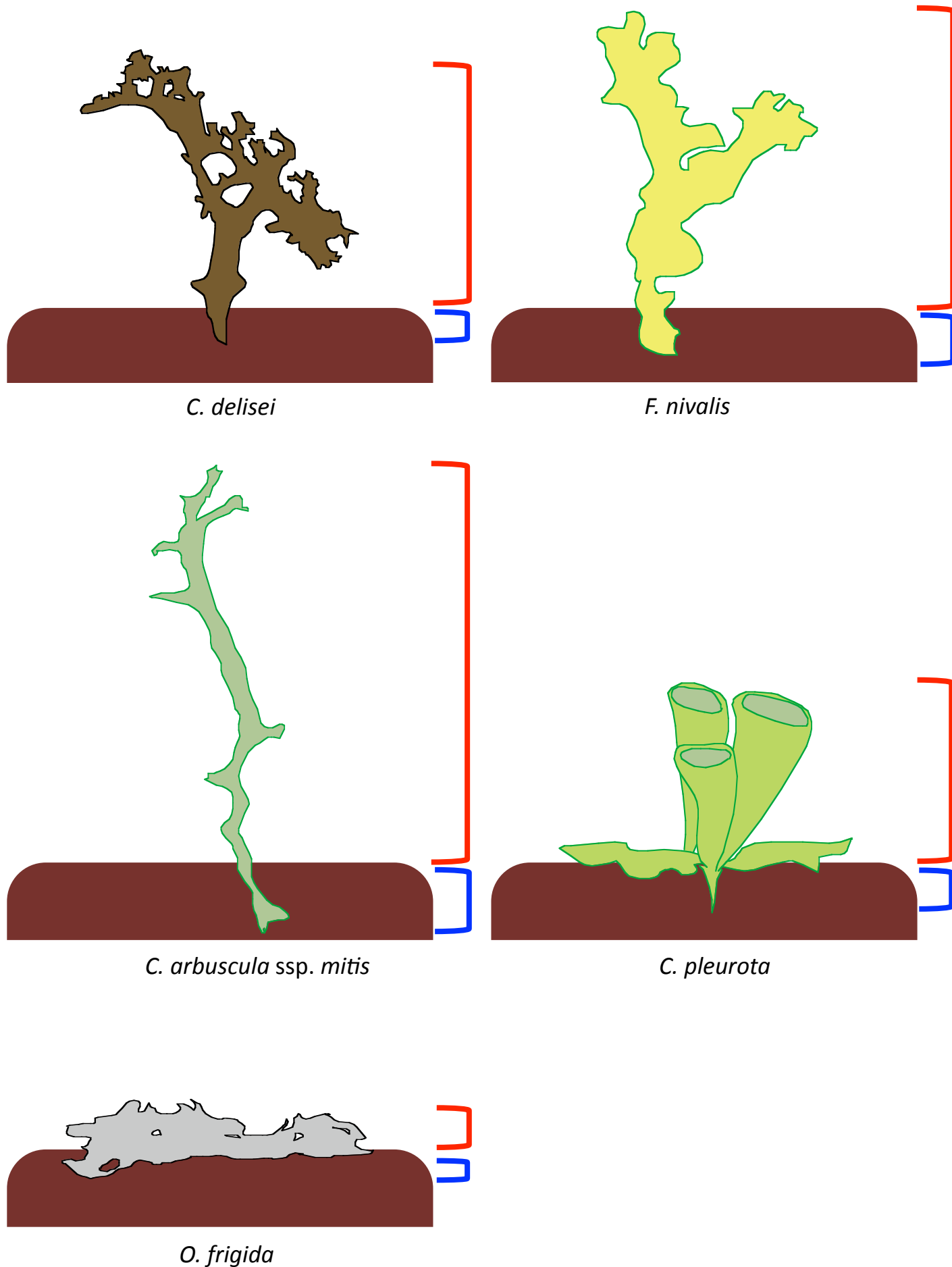


Fig. 2-12 調査対象に定めた地衣類5種の形態の模式図。赤枠は大気との接触面、青枠は着生基物との接地面を示した。



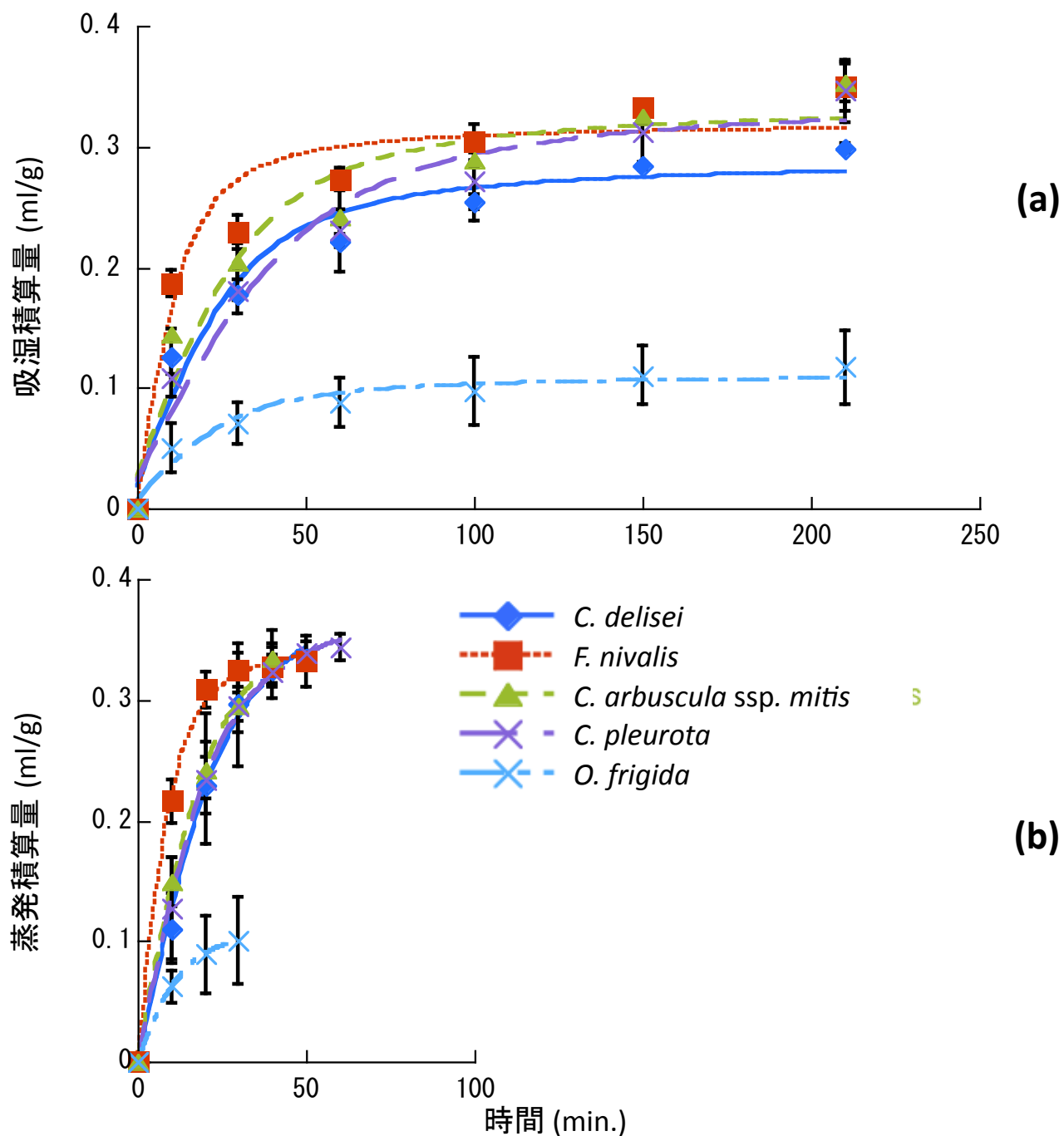


Fig. 2-13 測定開始時の生重量を1gとした時の地衣類5種の地衣体の、(a)風乾状態から相対湿度100%容器内に入れた時の吸湿積算量(AV)の時間変化、(b)相対湿度100%容器内に12時間入れ飽和させたのち相対湿度80%に出した時の蒸発積算量(EV)の時間変化 (24°C, n=3)。



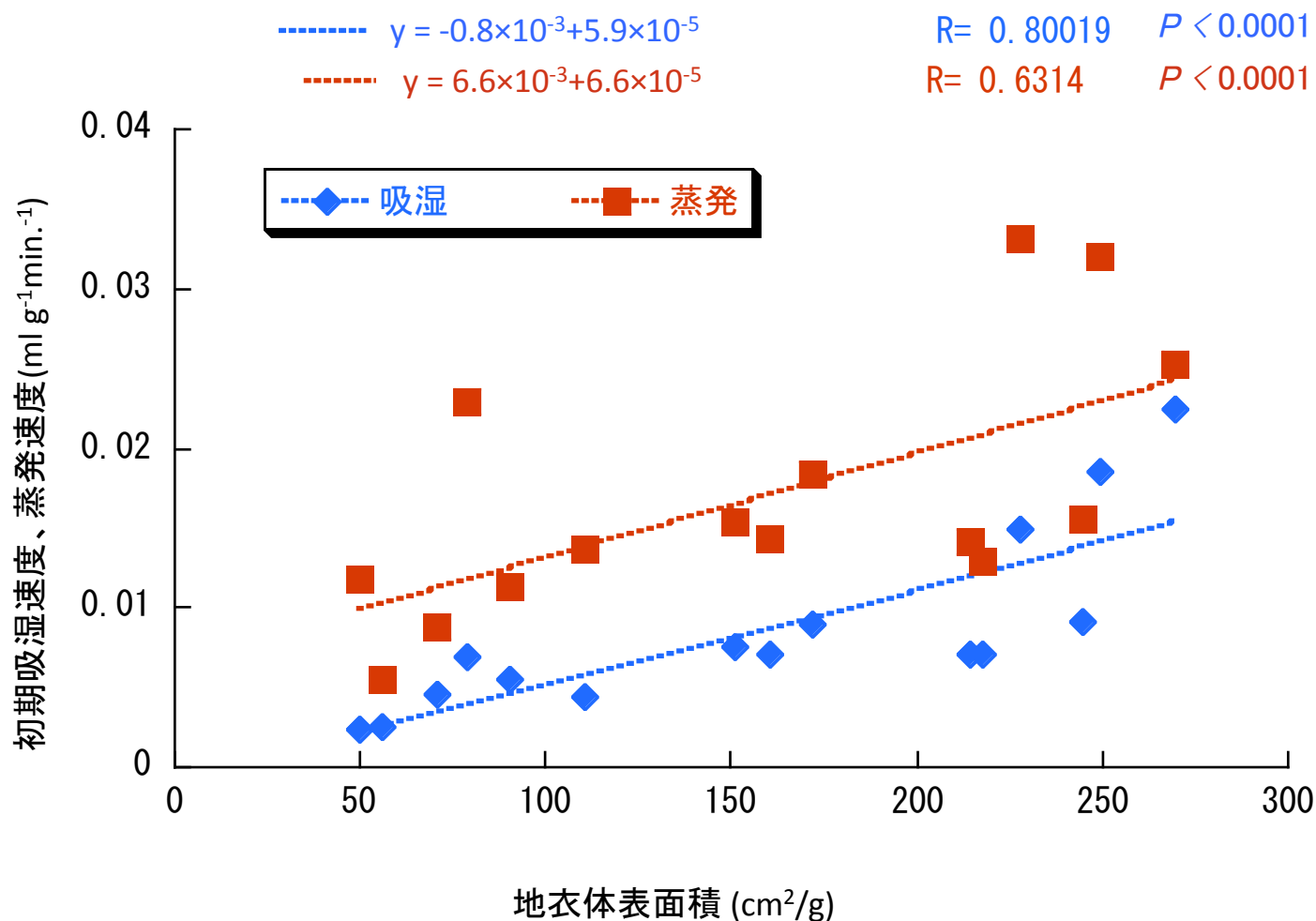


Fig. 2-14 地衣体の測定開始初期の吸湿速度、蒸発速度と表面積との相関関係。吸湿・蒸発実験により得られた全地衣種の地衣体の初期吸湿速度、蒸発速度をその地衣体の表面積ごとにプロットした。吸湿速度、蒸発速度はFig. 2-13 a, bで示した各種の吸湿速度、蒸発量の時間変化を示す曲線の初期傾斜より求めた。統計処理により求められたP値が0.05未満ならば有意な相関があることを示す。

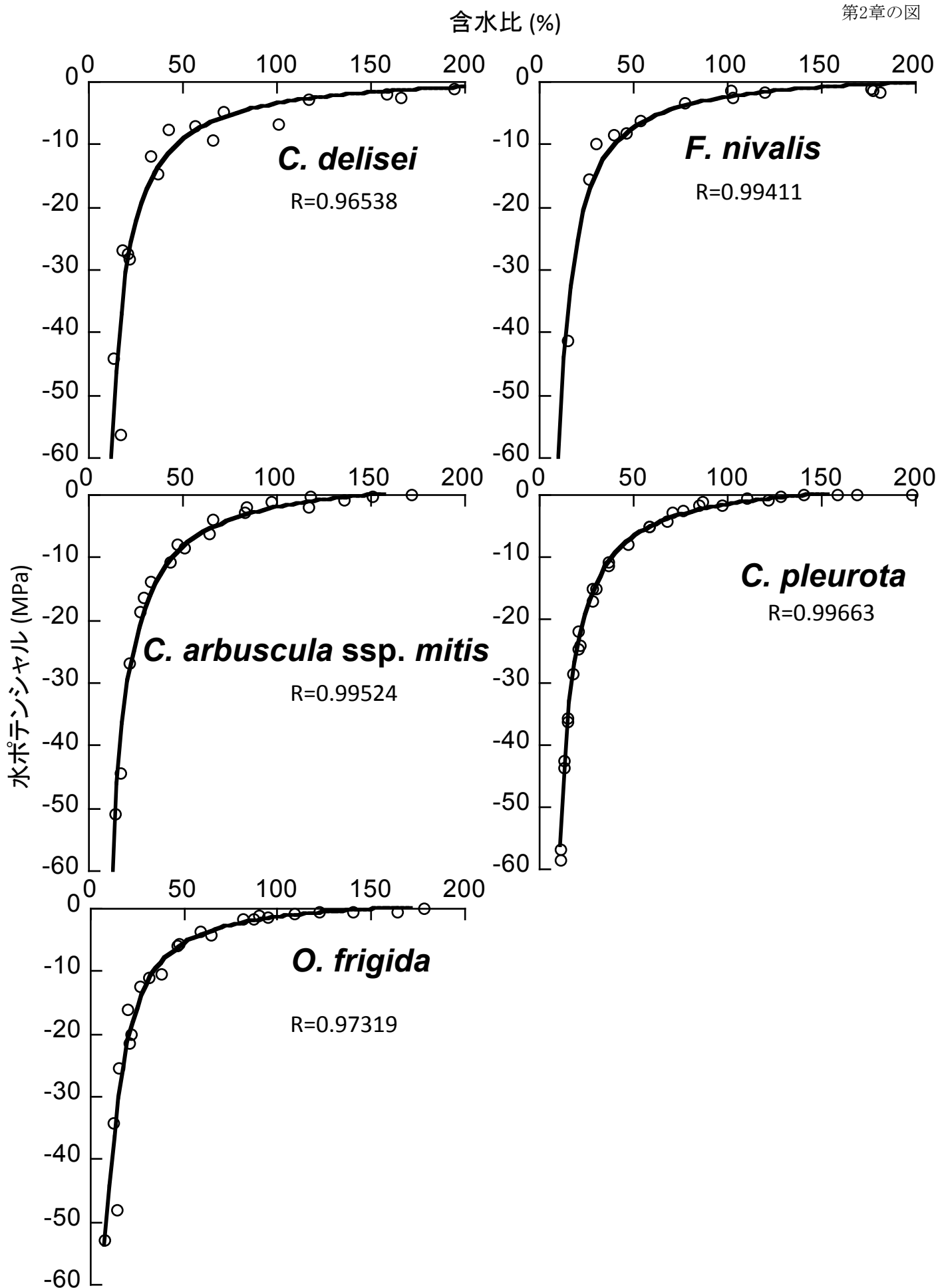


Fig. 2-15 5種の地衣体の含水比-水ポテンシャル曲線(1種について3サンプルの測定値を合わせたもの)。Thornley (1976)を参考に曲線回帰した。

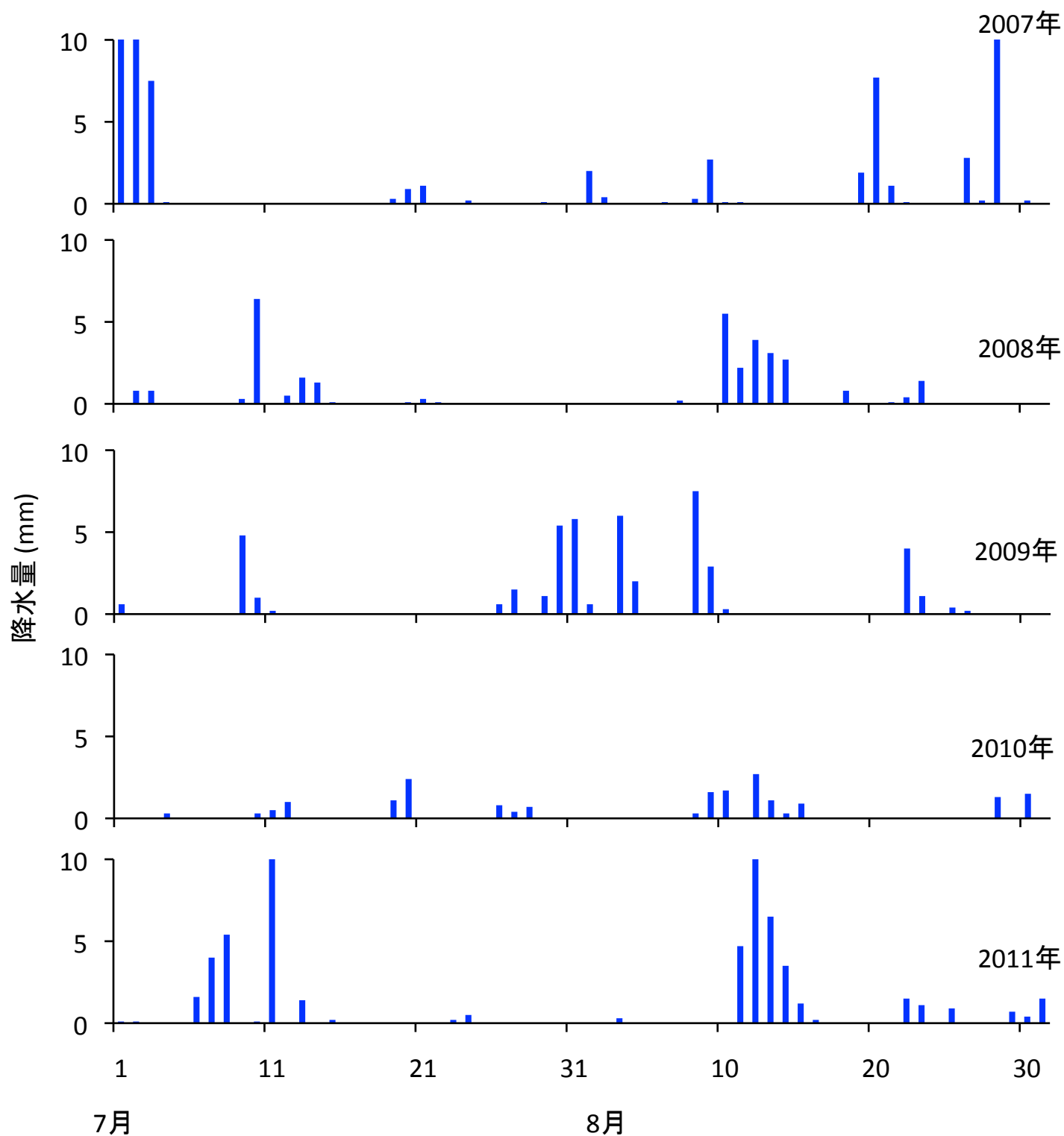
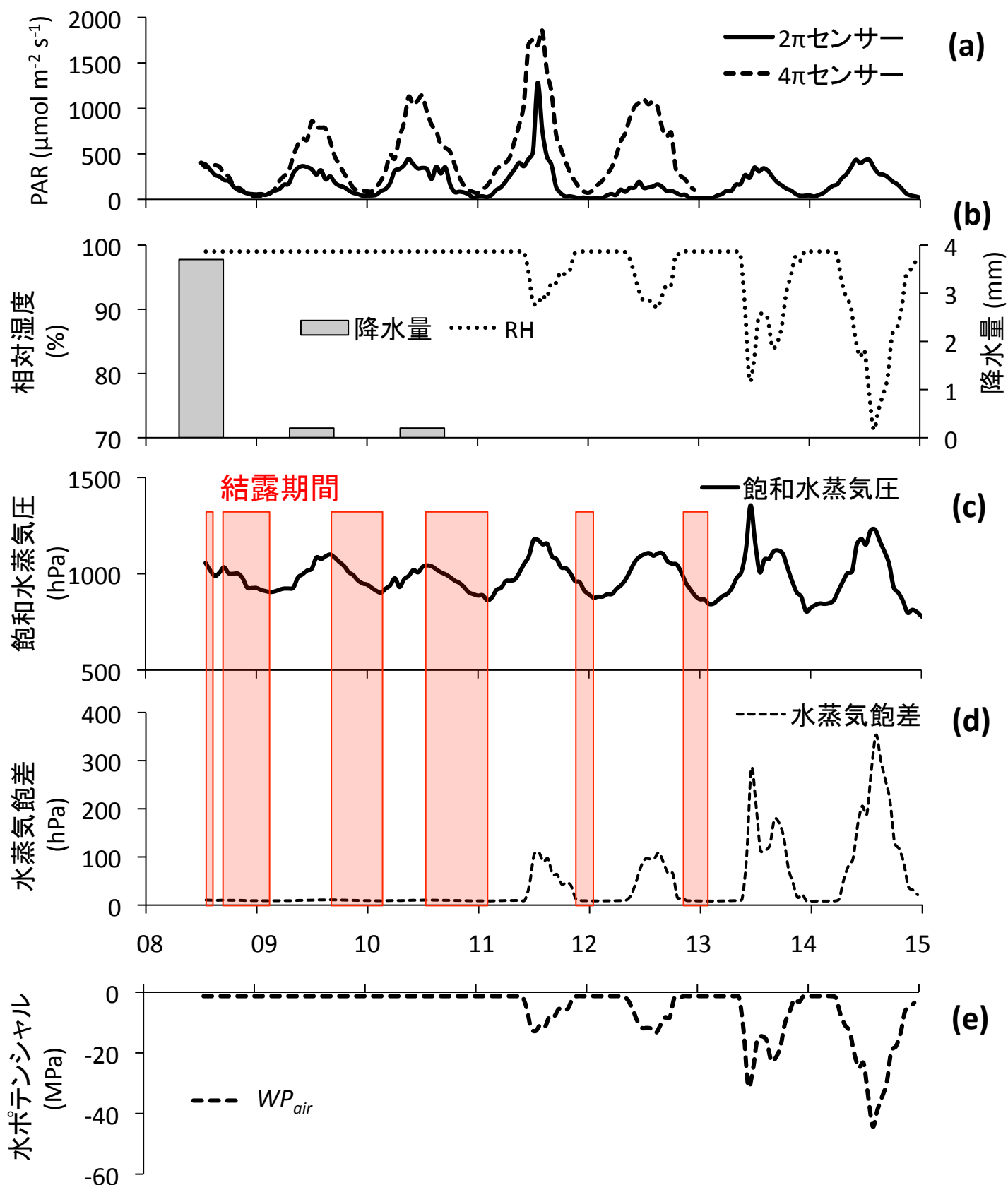


Fig. 2-16 ノルウェー気象庁により観測されたスピッツベルゲン島ニーオルスン2007-2011年7-8月での日積算降水量



Fig. 3-1 地衣体と大気・基物間の水収支の測定実験。プラスチック製剣山に置くことで着生する基物との水の移動を断った。



(2009 Aug.)

Fig. 3-2 光・水条件と、地衣体および基物の水分状態の変化。2009年8月8-15日での、(a) 光合成有効放射 (PAR, 2 $\pi$ ・4 $\pi$  センサー\*), (b) 相対湿度 (RH)、(c) 飽和水蒸気圧、(d) 水蒸気飽差、(e) 大気の水ポテンシャル ( $WP_{air}$ ) の日変化と、(b) 降水量の隔日変化。\*(a) 13日以降の4 $\pi$  センサーの測定値は、設定エラーにより記録されなかった。

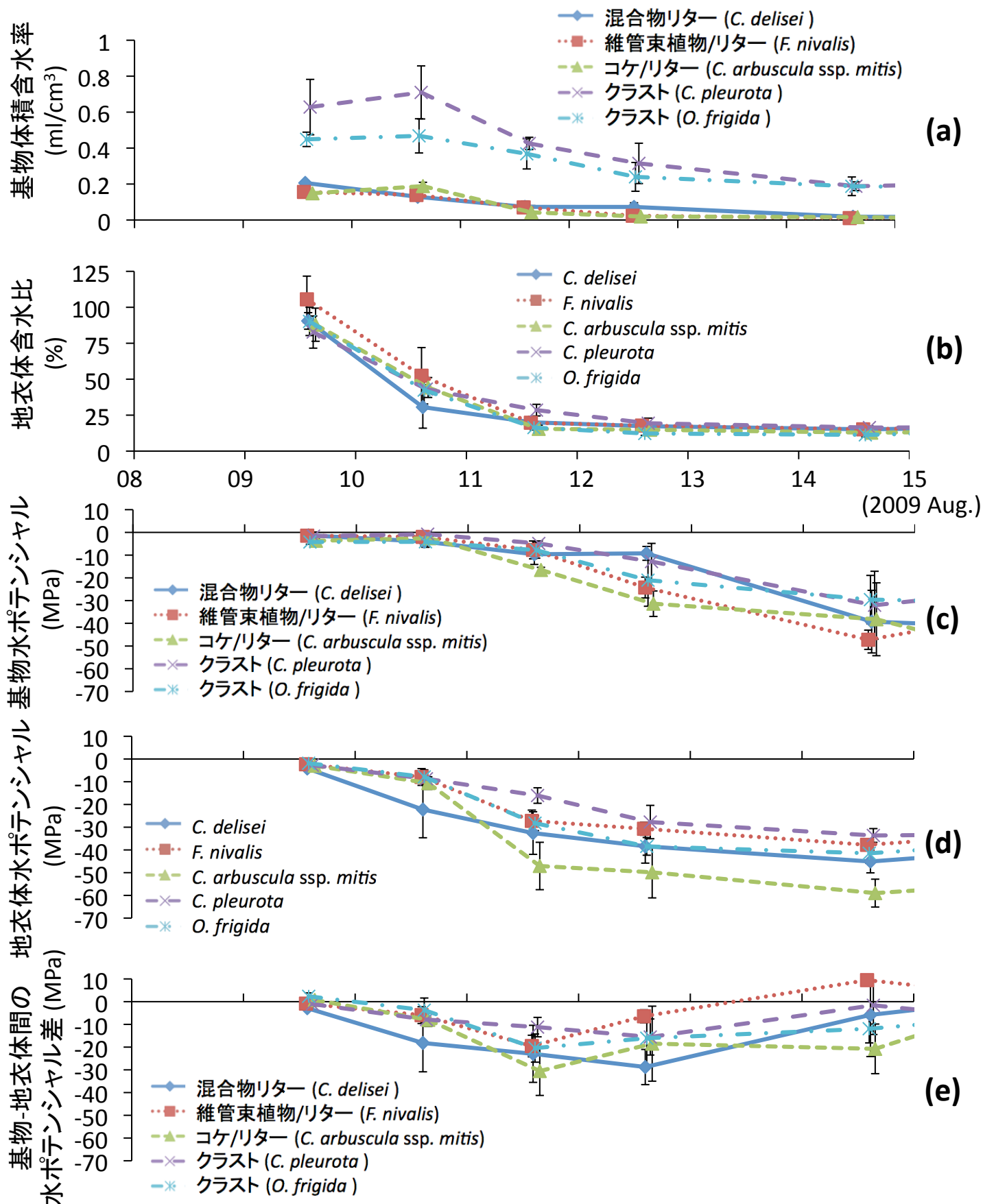


Fig. 3-3 地衣体と基物の水分状態の変化。2009年8月8-15日での(a) 基物の体積含水率 (WVC of substrates, n=3)、(b) 地衣体の含水比 (n=3)、(c)基物、(d)地衣体の水ポテンシャル(WP)の推定値および(c)地衣体-基物間の水ポテンシャル差の隔日変化。(n=3)

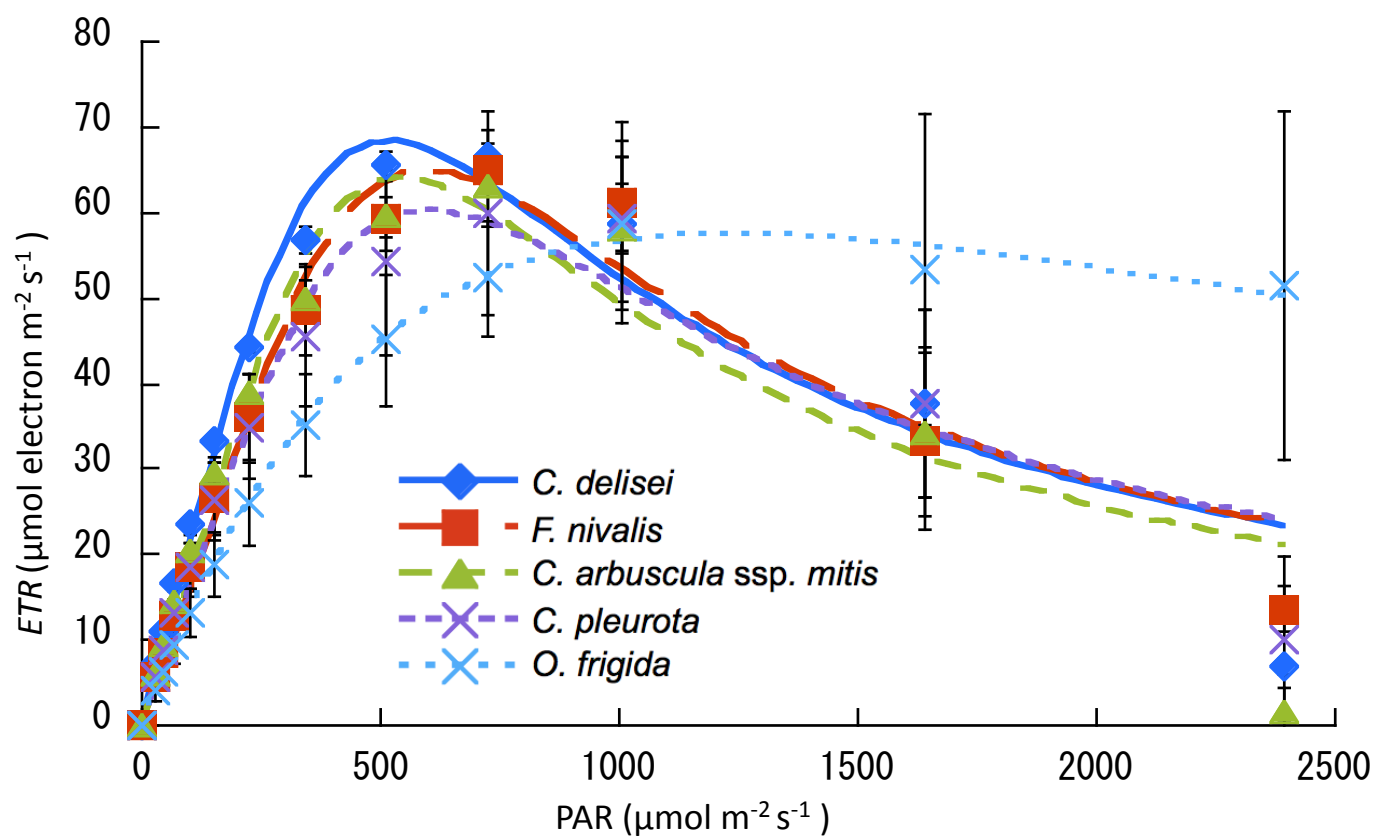


Fig. 3-4 実験室内において吸水状態で測定した5種の地衣類のPAR-ETR曲線(光-光合成曲線)。光合成有効放射(PAR)の強度に対する電子伝達速度(ETR)の変化を示す。(n=3)



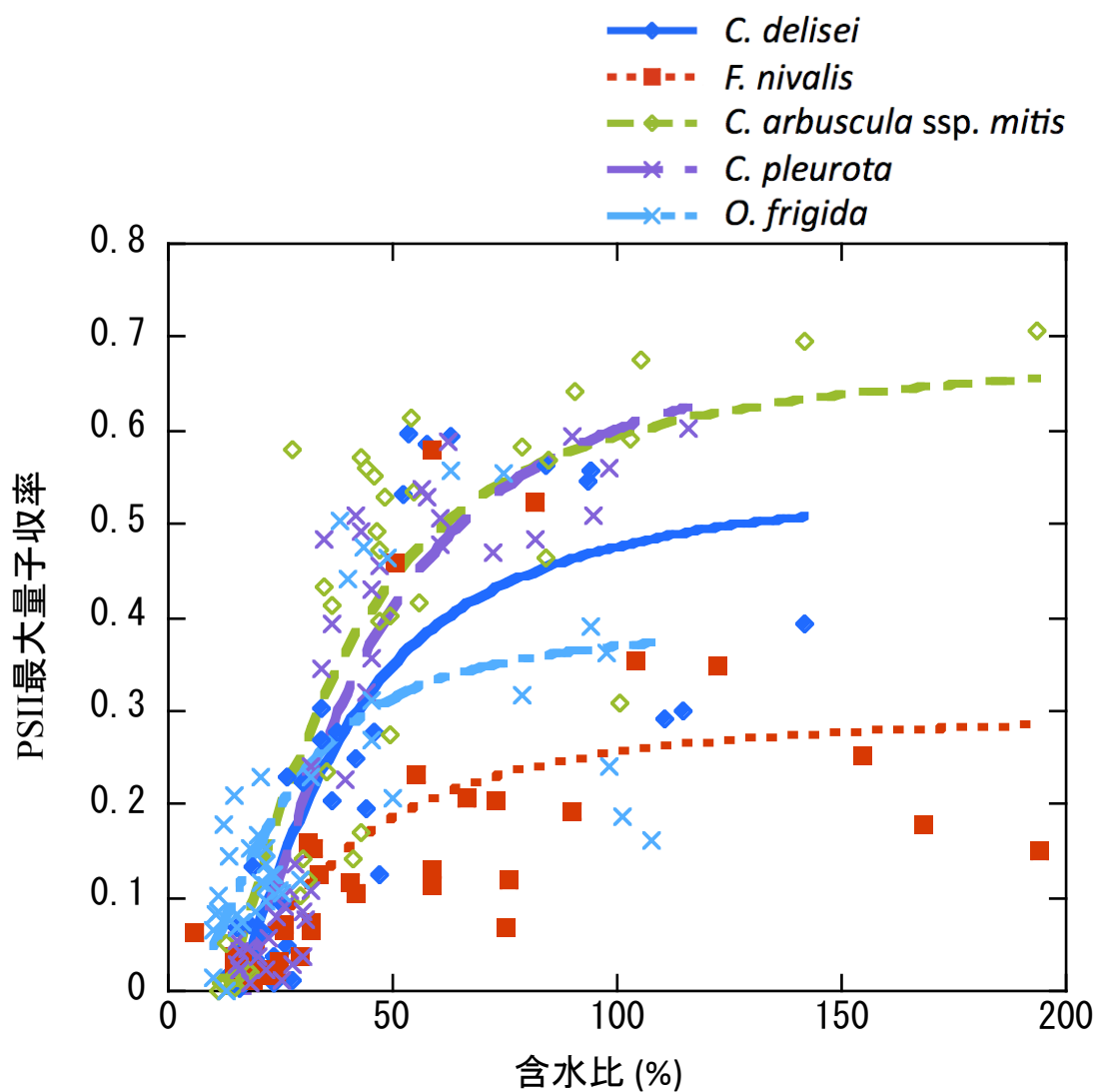


Fig. 3-5 2009年の調査期間(9 – 15 Aug.)に野外条件下で測定した5種の地衣類の含水比に対する暗条件下で測定されたPSII最大量子収率(PSII yield)の変化。



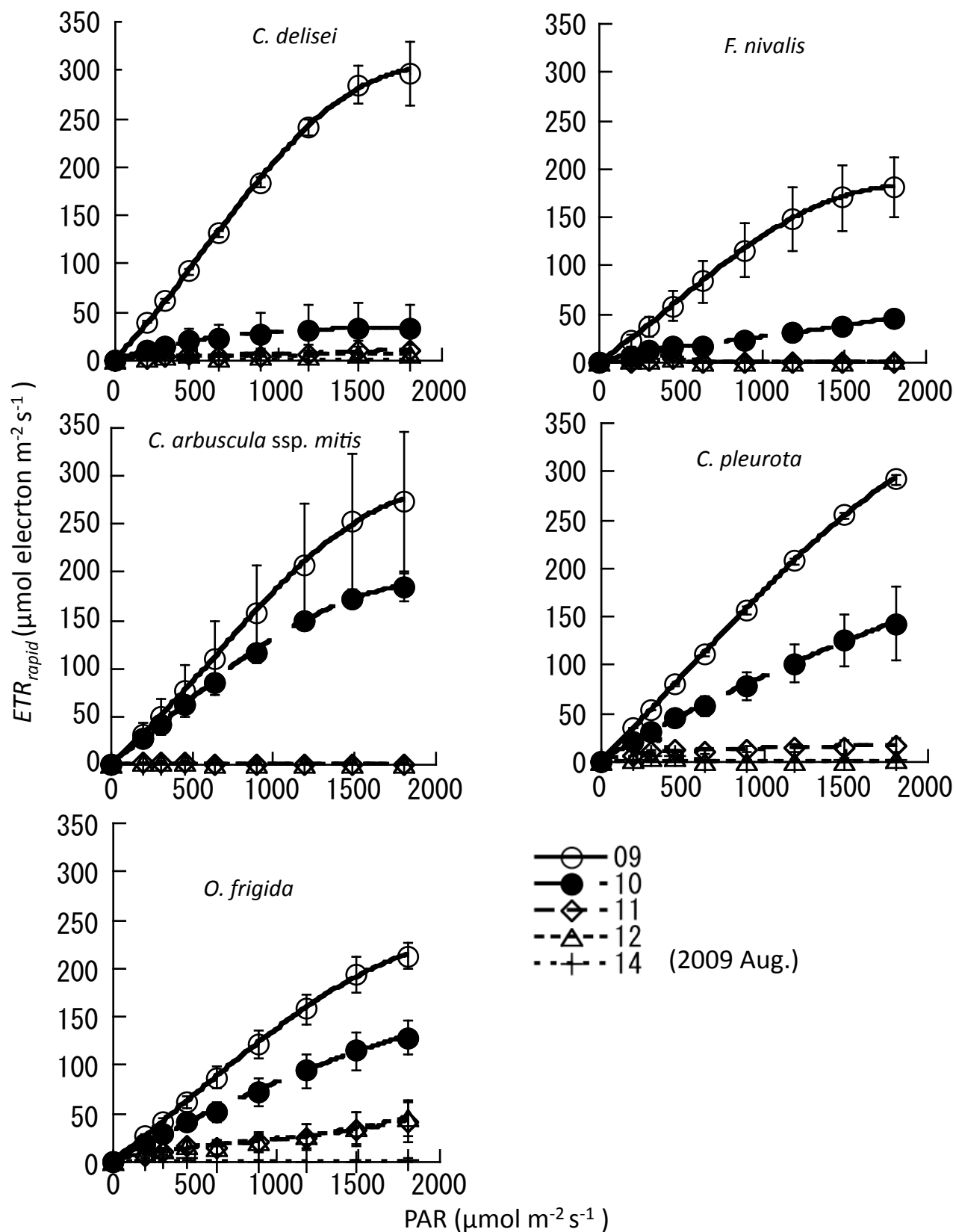


Fig. 3-6 2009年8月9-15日の正午過ぎに野外条件下で測定した5種の地衣類の光-光合成曲線の隔日変化。各調査日に測定された光合成有効放射(PAR)ごとの電子伝達速度( $ETR_{rapid}$ )の変化を示す(n=3)

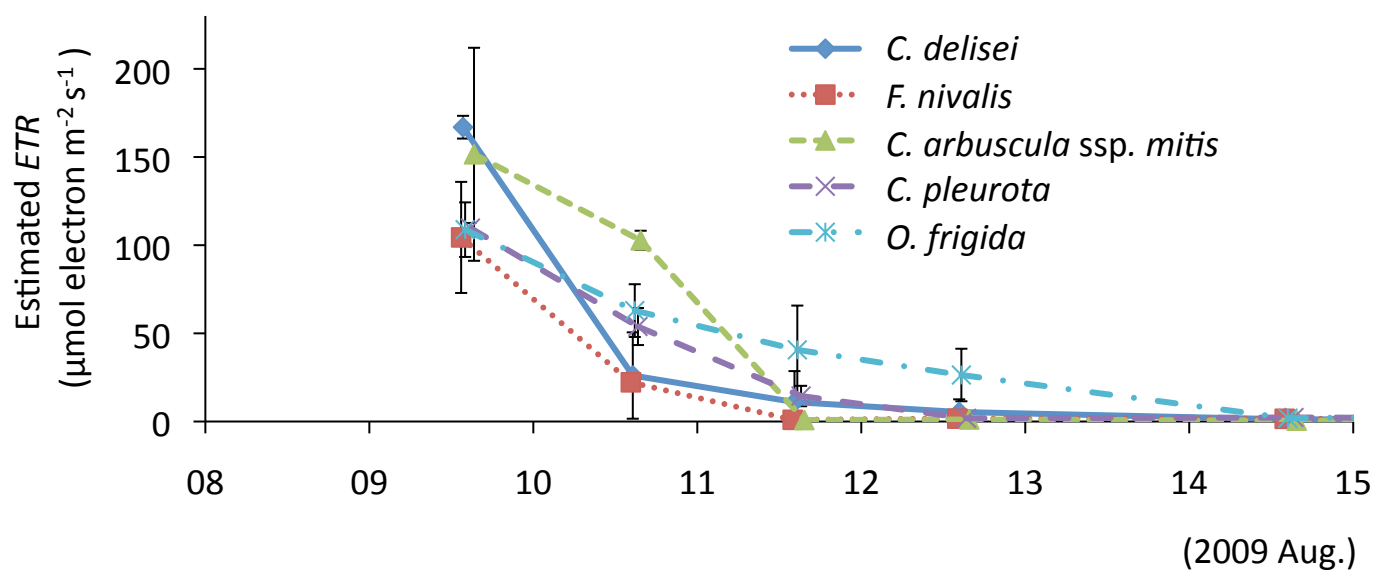


Fig. 3-7 2009年8月9-15日の正午過ぎにおける、地衣類5種の電子伝達速度推定値(Estimated ETR)の隔日変化(n=3)。全種の光合成シグナルがほぼ測定されなかった14日測定時のEstimated ETRはゼロとみなした。

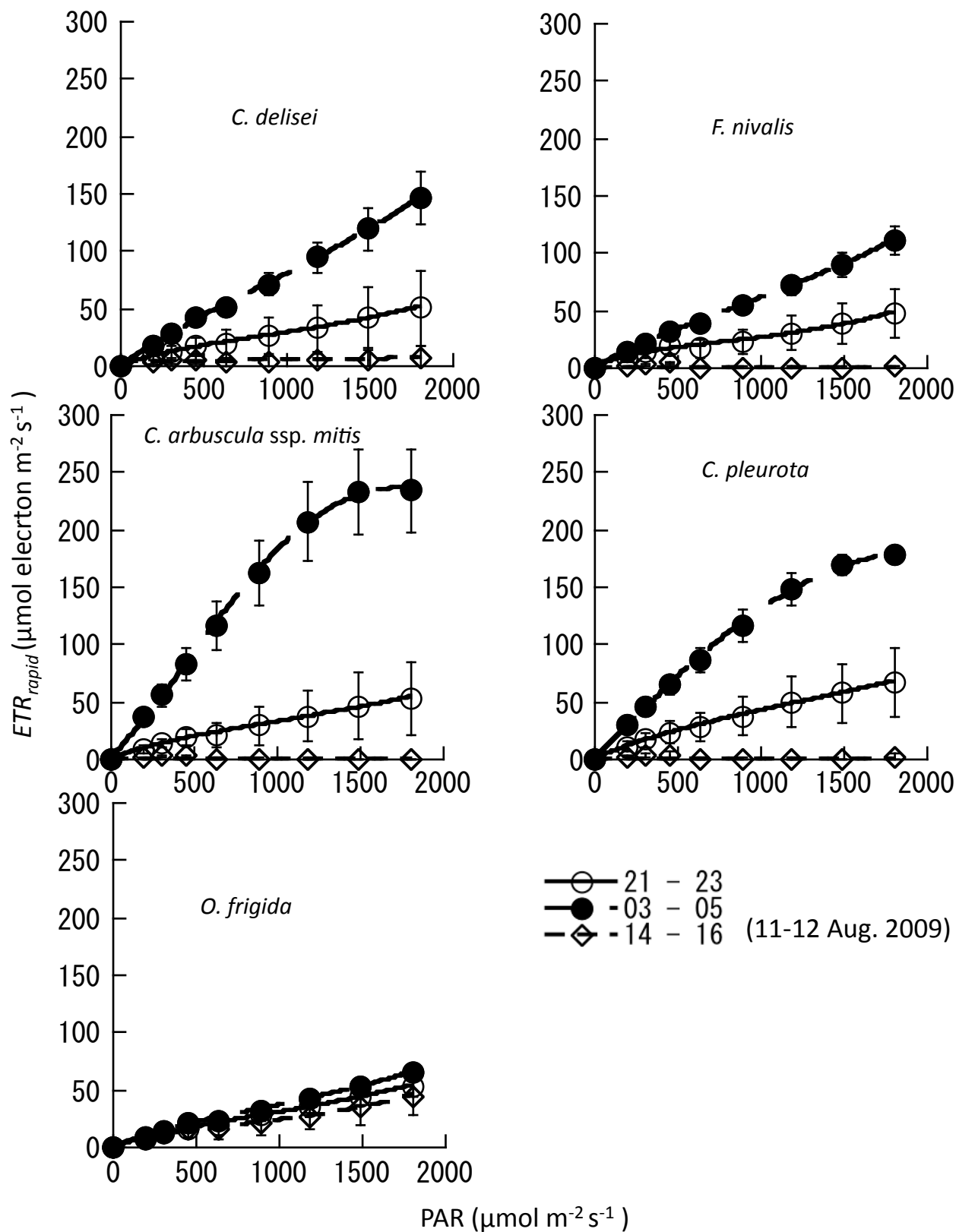


Fig. 3-8 2009年8月11-12日の21-23時、3-5時、14-16時に野外条件下で測定した、5種の地衣類の光-光合成曲線の日内変化。各調査時に測定された光合成有効放射(PAR)ごとの電子伝達速度( $ETR_{rapid}$ )を示す。(n=3)

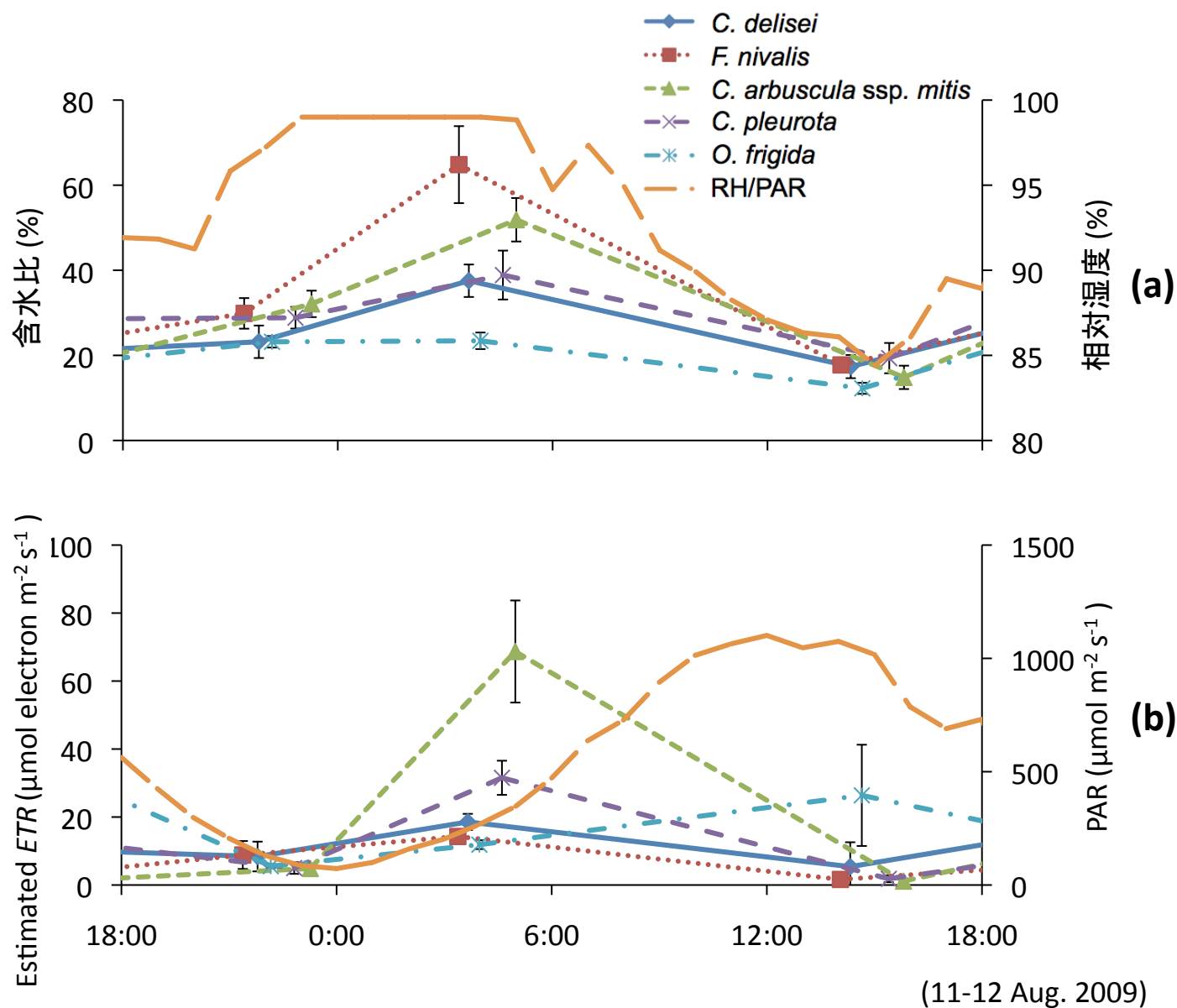


Fig. 3-9 2009年8月11-12日の21-23時、3-5時、14-16時での5種の地衣類の(a)含水比(n=3)と、(b) 電子伝達速度推定値(Estimated ETR, n=3)の変化と、(a)相対湿度(RH)と(b)光合成有効放射(PAR, 4 $\pi$ センサー)の日変化

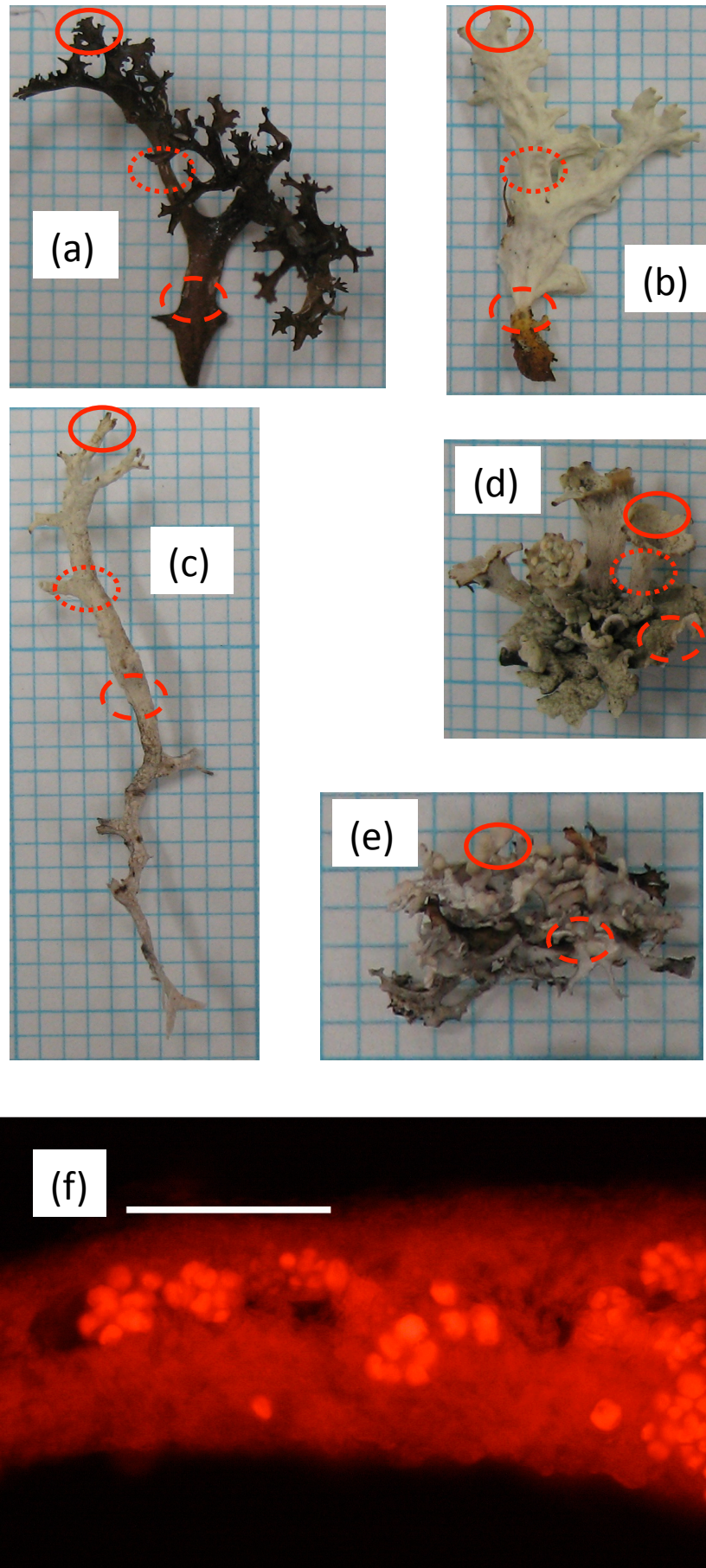


Fig. 4-1 (a) *C. delisei*, (b) *F. nivalis*, (c) *C. arbuscula* ssp. *mitis*, (d) *C. pleurota*, (e) *O. frigida*の共生藻密度を調査した部位(実線:上部、点線:中部、破線:下部)と、(f)蛍光顕微鏡で共生藻を発光させて観察した地衣体(*C. delisei*上部)の断面図。スケール: (a-e) = 1 mm, (f) = 50  $\mu$ m。

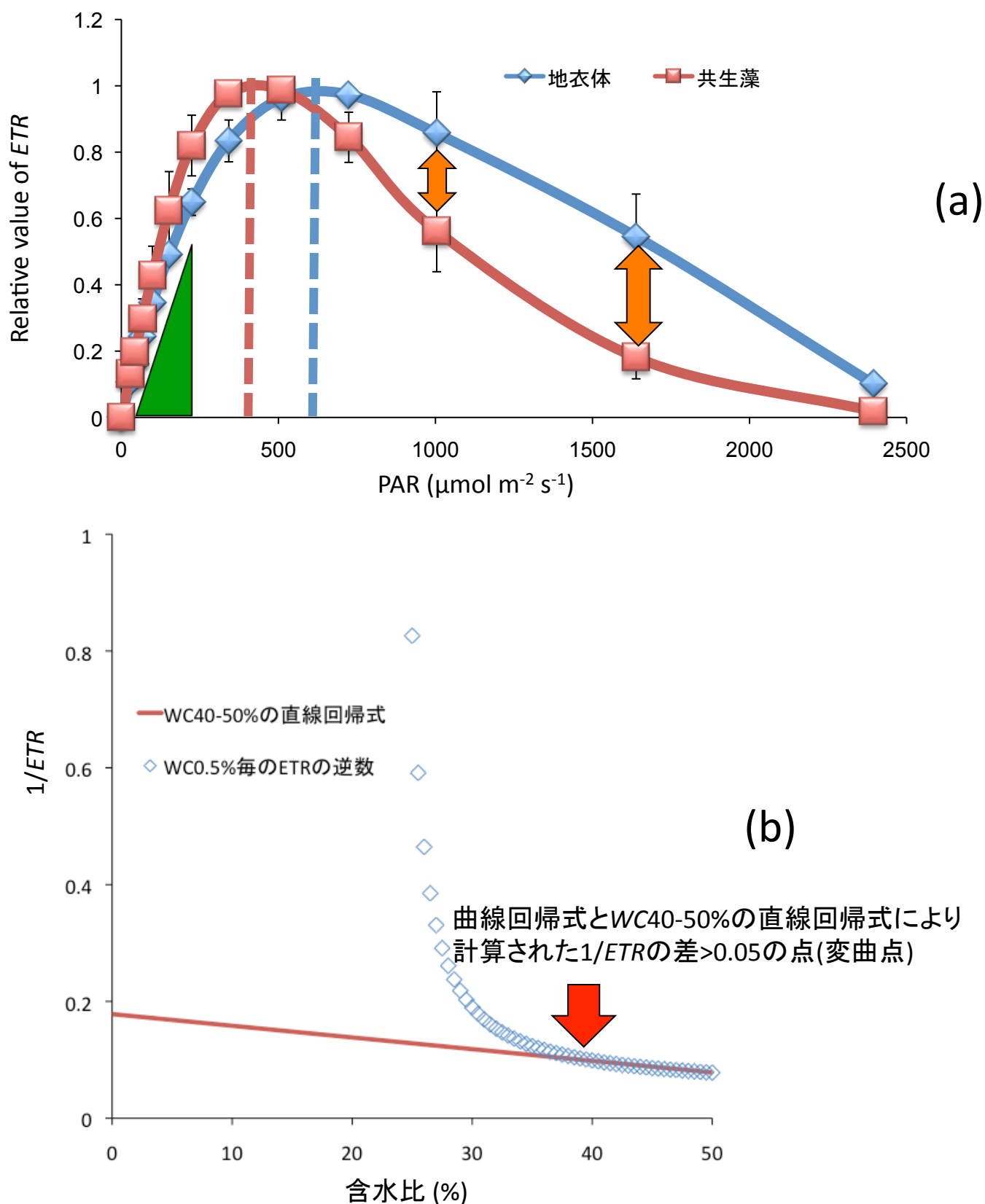


Fig. 4-2 PAR-ETR曲線(緑色三角形: 初期傾斜、破線: 飽和光強度 $E_k$ と最大電子伝達速度 $ETR_{max}$ 、橙色矢印: 地衣体-共生藻間のETR低下率の差 $dETR_{t-p}$ 、データは*C. delisei*およびそこから分離した共生藻のものを用いた)、WC-ETR曲線(赤色矢印: 変曲点)の解析

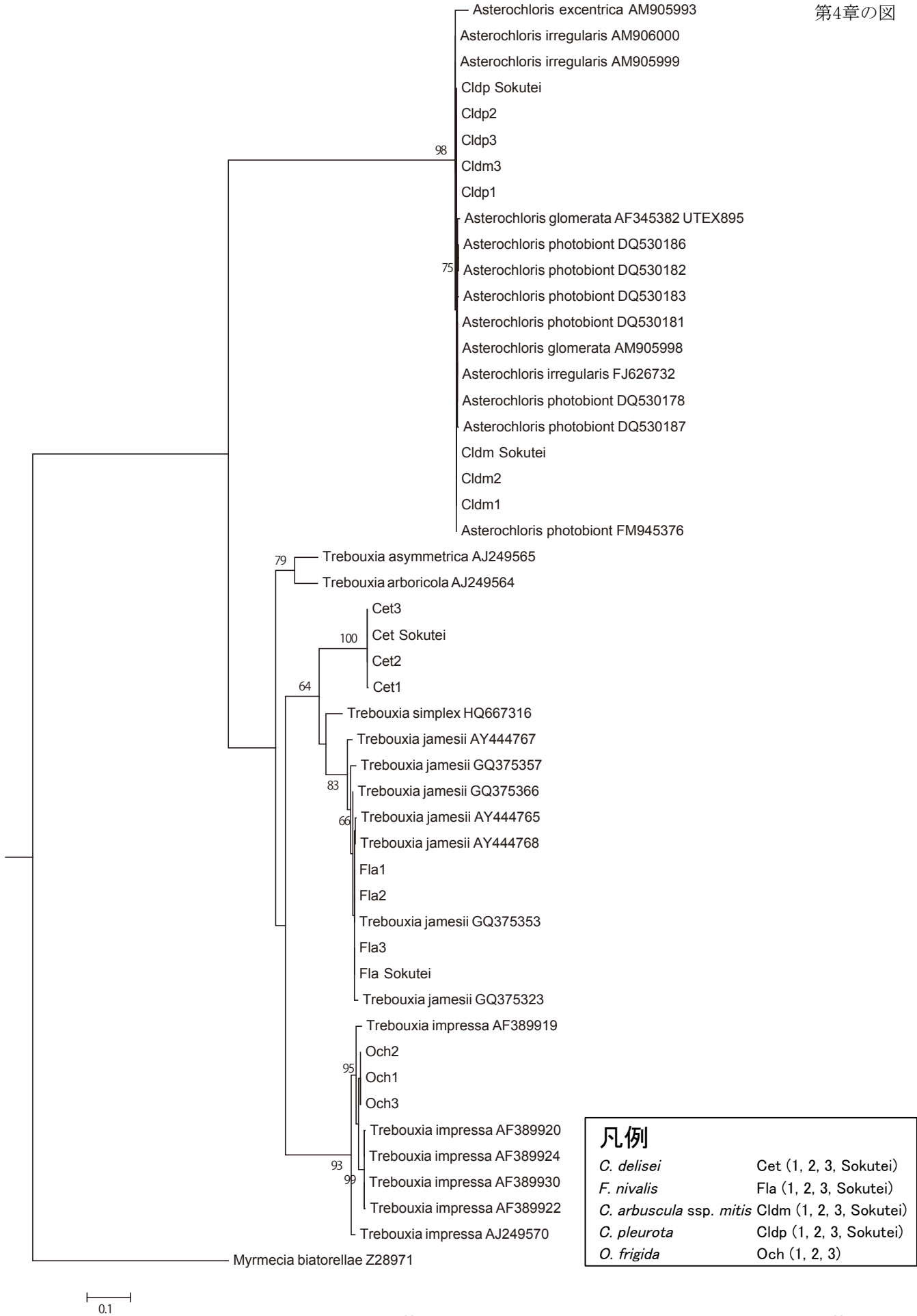


Fig. 4-3a 分子生物学的手法を用いた共生藻種の検討(2)。5種の地衣類より抽出した共生藻のITS1-5.8S-ITS2領域の塩基配列の系統樹解析結果を示す。系統樹中の数字は1000回の試行に基づくブートストラップ確率を示す。系統樹の構築には最尤法を用いた。外群として *Myrmecia biatorellae* Z28971を用いた。

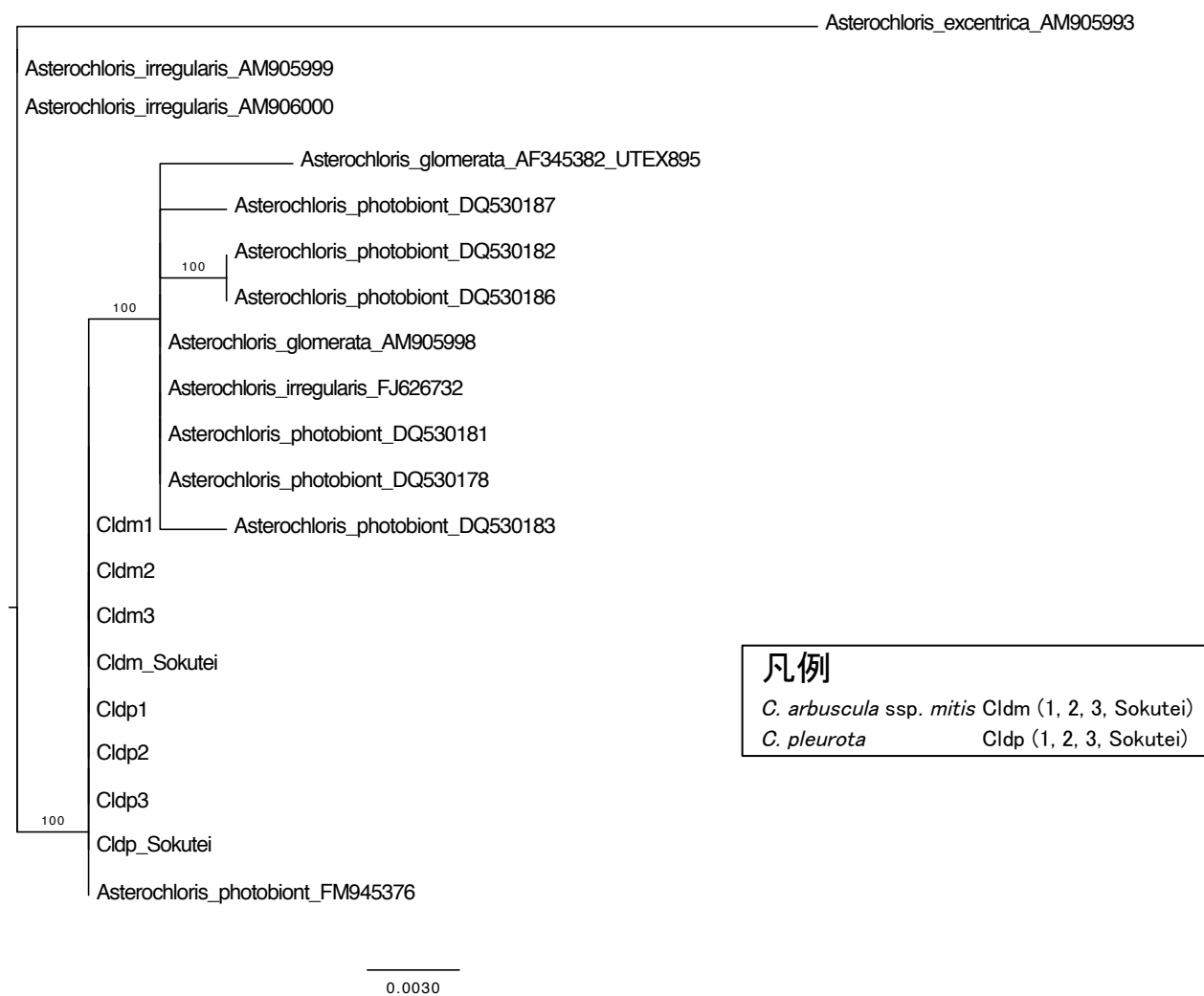


Fig. 4-3b 分子生物学的手法を用いた共生藻種の検討(3)。Cladonia属2種より抽出した共生藻のITS1-5.8S-ITS2領域の塩基配列をAsterochloris属内で再度系統樹解析を行なった結果を示す。系統樹中の数字は1000回の試行に基づくブートストラップ確率を示す。系統樹の構築には最尤法を用いた。



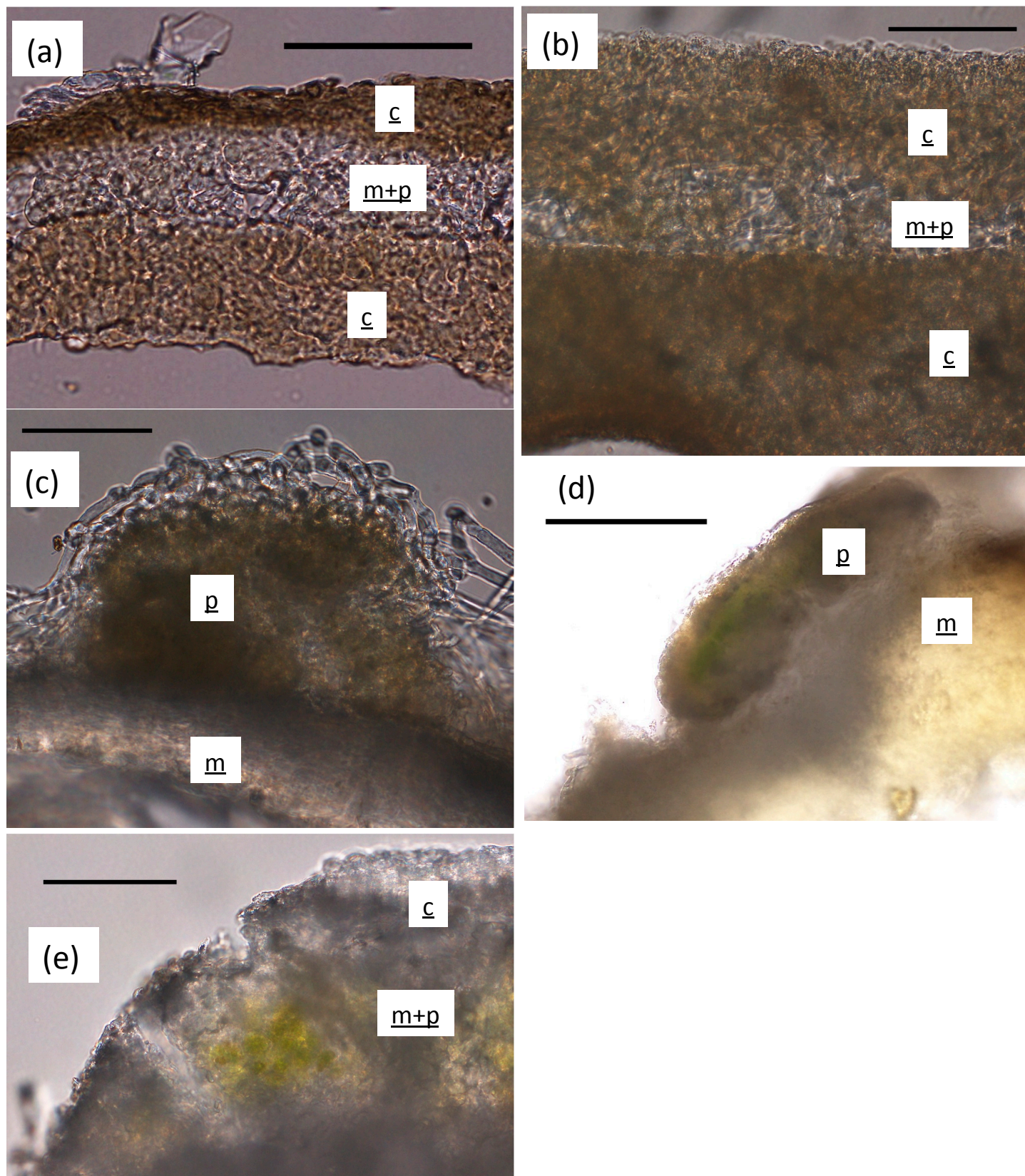


Fig. 4-4 顕微鏡で撮影した5種の地衣体の切断面。(a) *C. delisei*, (b) *F. nivalis*, (c) *C. arbuscula* ssp. *mitis*, (d) *C. pleurota*, (e) *O. frigida*。スケール: (a-c, e) = 100 μm; (d) = 50 μm。c: 皮層、m: 髓層、p: 共生藻。

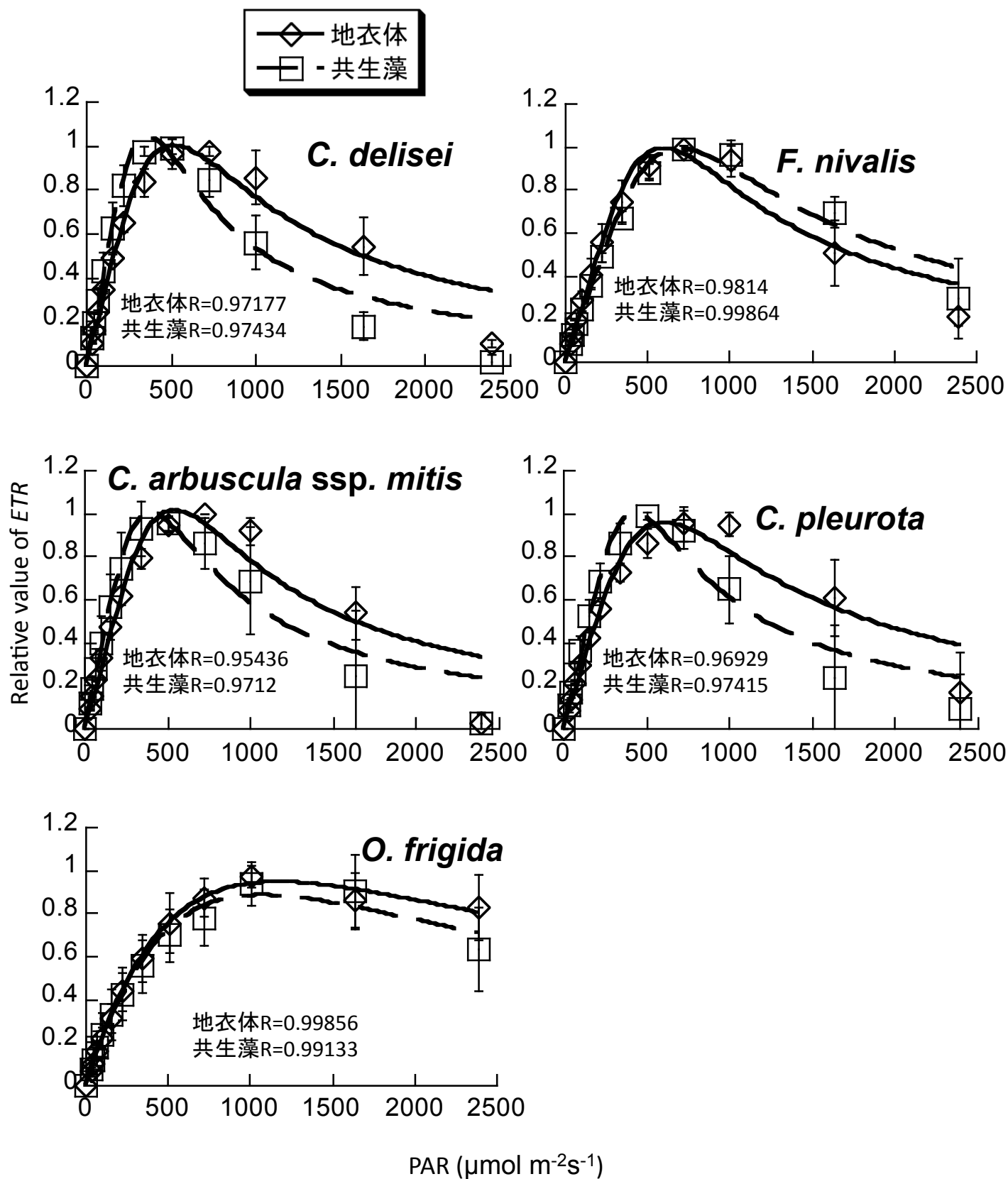


Fig. 4-5 吸水状態で測定された5種の地衣体と、そこから分離した共生藻のPAR-ETR 曲線(光-光合成曲線)。光合成有効放射(PAR)の強度ごとの、電子伝達速度(ETR)の測定された最大値を1としたときの相対値を示す。(n=3)

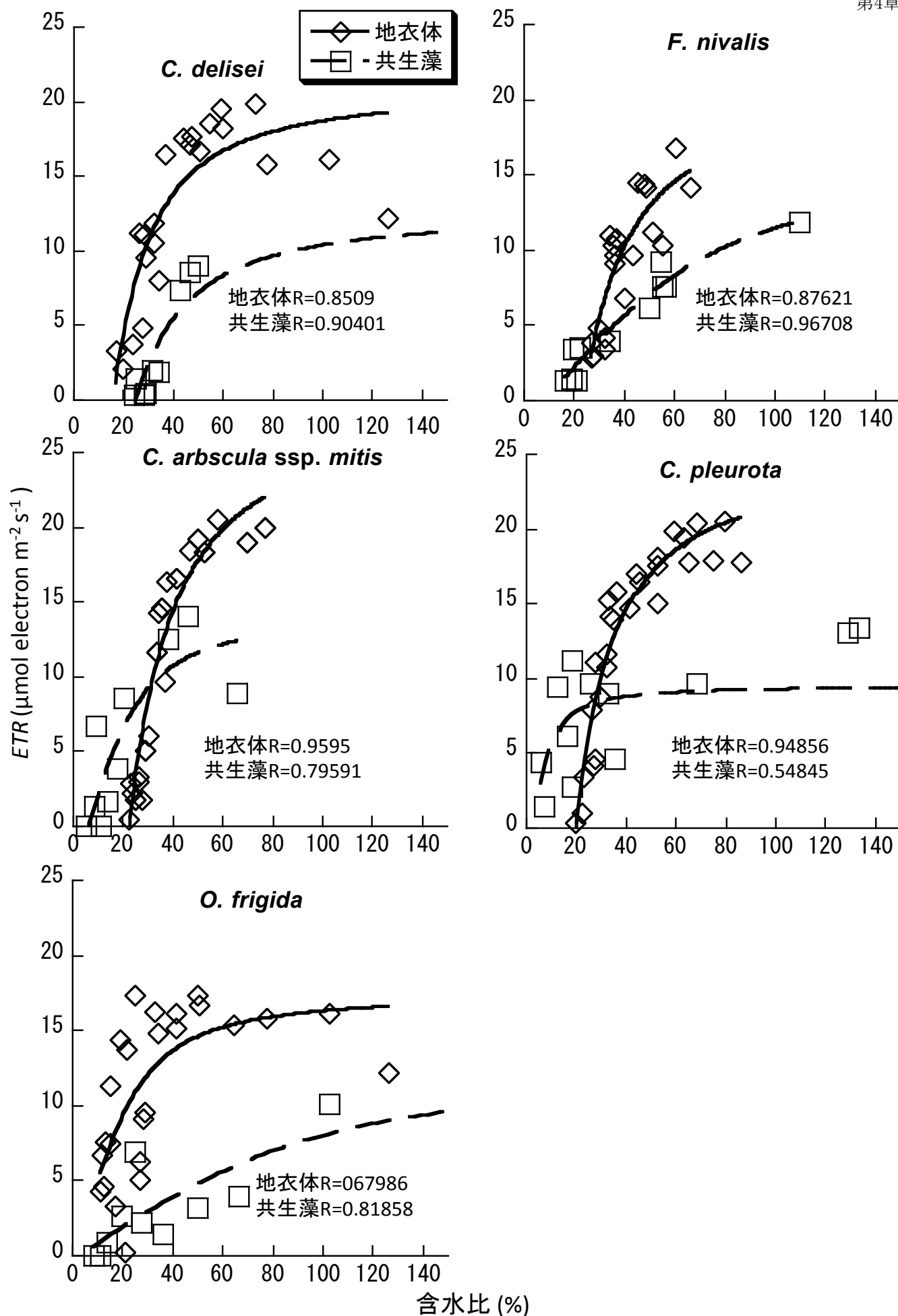


Fig. 4-6a 5種の地衣体とそこから分離した共生藻の含水比(WC)-電子伝達速度(ETR)曲線。

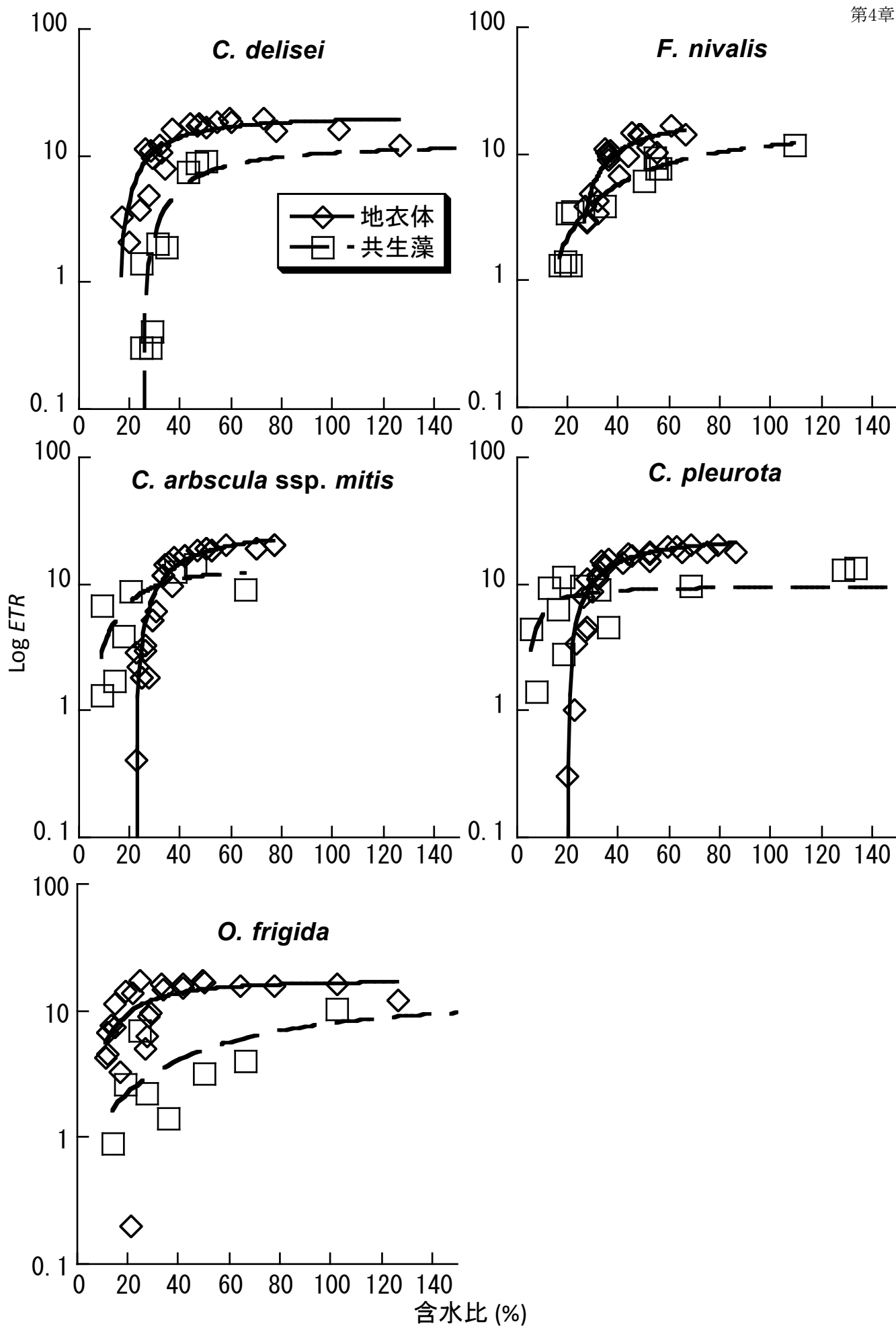


Fig. 4-6b 5種の地衣体とそこから分離した共生藻の含水比(WC)-電子伝達速度(ETR)曲線。

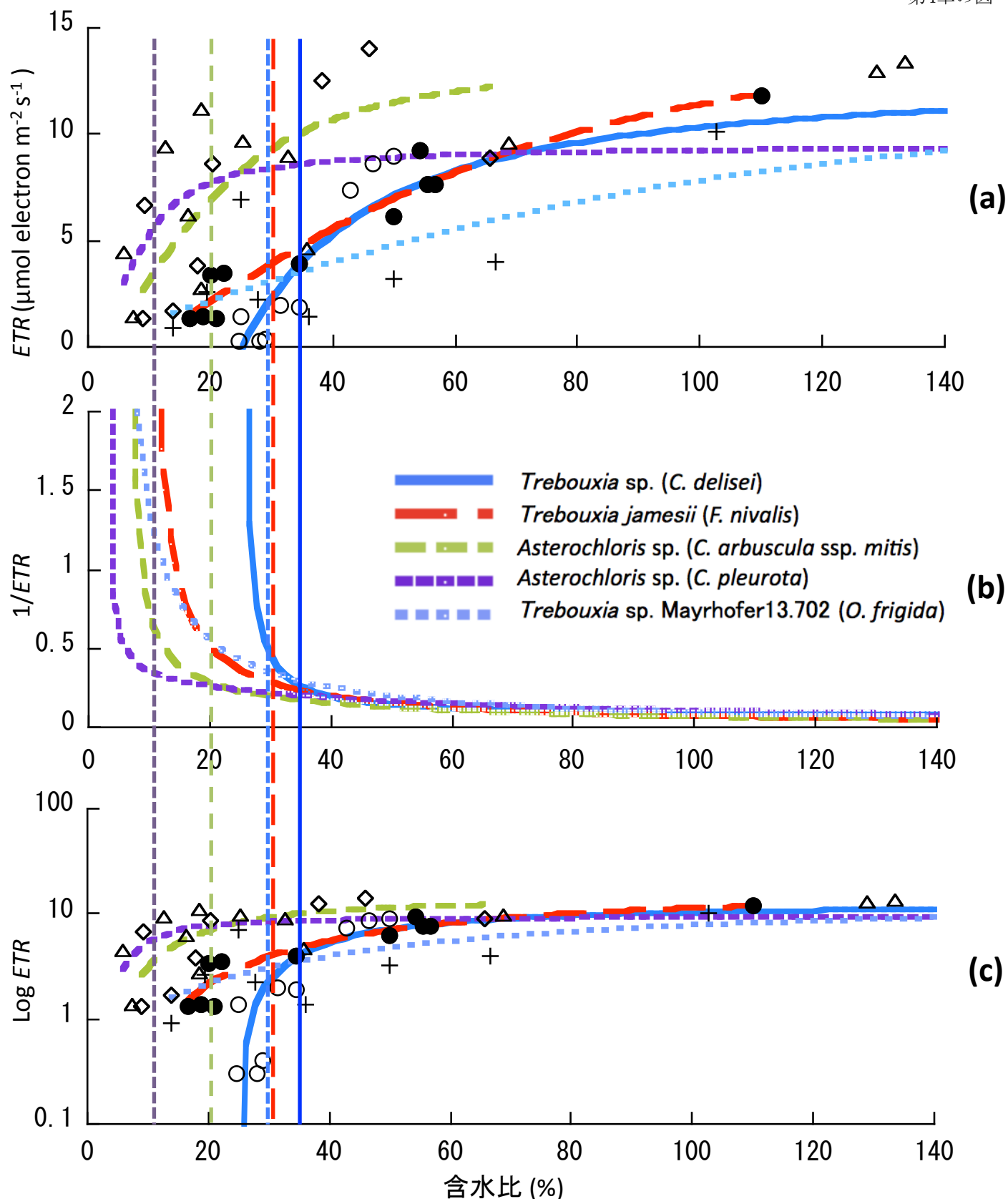


Fig. 4-7 5種の共生藻の含水比(WC)-電子伝達速度(ETR)曲線。含水比の低下に伴う(a)電子伝達速度(ETR)、(b)ETRの逆数、(c)ETRの対数値の変化を示す。実線、点線および破線は推定したそれぞれの共生藻種のETRの低下が始まる含水比を示す。

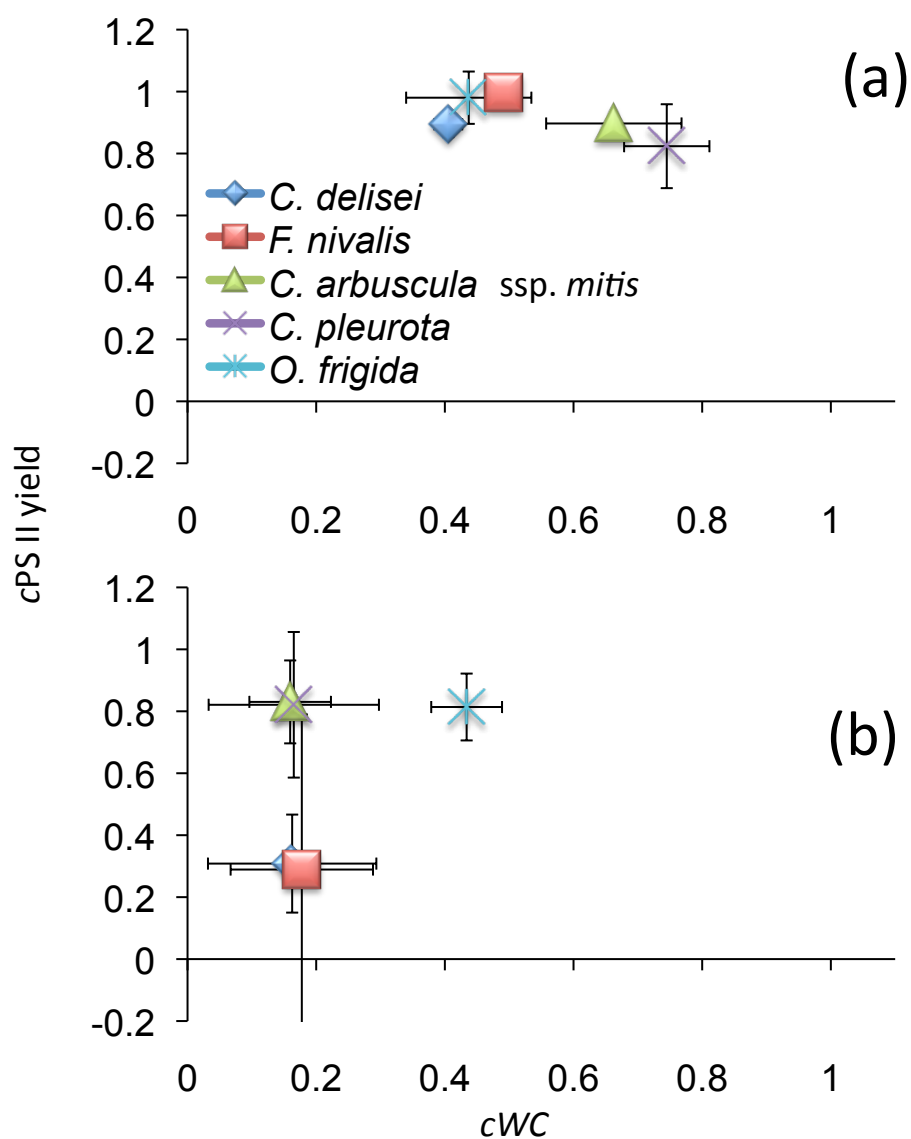


Fig. 4-8 湿度変化に対する(a)各種地衣体と(b)分離した共生藻の応答。相対湿度(RH)100%のときX:Yが1:1であったものをRH95%に低下させたときの、X軸: 含水比(WC)と、Y軸: PSII量子収率(PSII yield)それぞれの変化の割合(cWC, cPSII yield)を示す。(n=3)



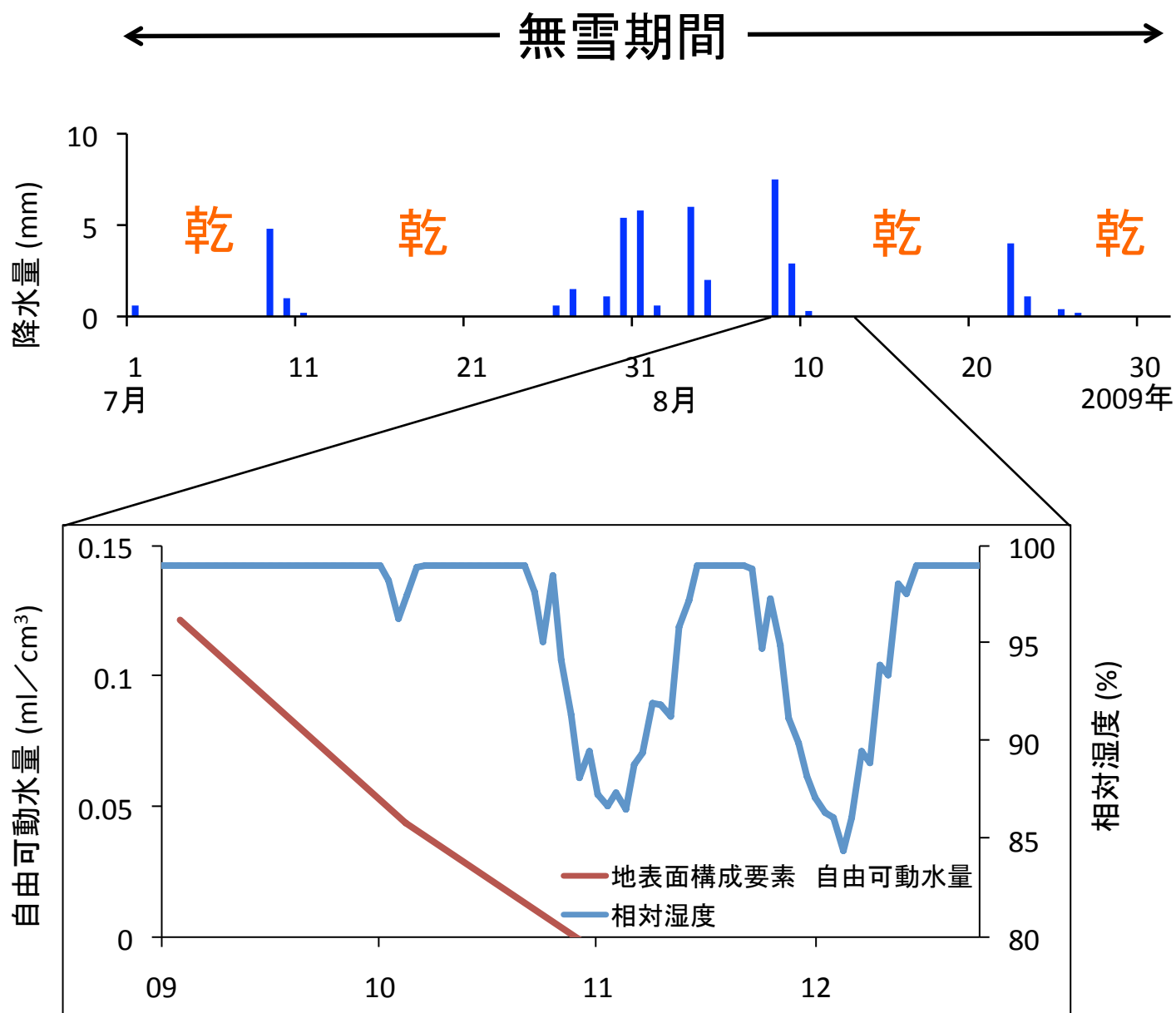


Fig. 5-1 ノルウェー気象庁により観測されたスピッツベルゲン島ニーオルスン2009年7-8月の無雪期間での日積算降水量と(b)8月9-13日にFig. 2-1に示す調査域で観測された地表面構成要素(混合物リター)の自由可動水量と相対湿度。