

氏名 上野 健

学位（専攻分野） 博士（理学）

学位記番号 総研大甲第595号

学位授与の日付 平成14年3月22日

学位授与の要件 数物科学研究科 極域科学専攻

学位規則第4条第1項該当

学位論文題目 北極ツンドラにおけるコケ植物の乾燥ストレス応答に関する  
生理生態学的研究

論文審査委員 主査教授 内藤 靖彦  
教授 福地 光男  
教授 神田 啓史  
教授 増沢 武弘（静岡大学）  
教授 大山 佳邦（国立極地研究所）  
助教授 丸田 恵美子（東邦大学）

## 論文内容の要旨

陸上植物はつねに乾燥ストレスに曝されて生育しており、乾燥ストレスを克服しなければ生残できない。陸上植物のうち、シダ植物や種子植物などの維管束植物は乾燥ストレスに対して形態的、生理的に様々な応答をみせることが知られている。いっぽう、非維管束植物であるコケ植物においては、高山、極地という極限環境に幅広く分布しているにもかかわらず、乾燥ストレスに対してどのような応答がなされているのかほとんどわかっていない。コケ植物の乾燥ストレスへの応答を明らかにすることは、なぜコケ植物が極限環境に幅広く分布しているのかということを考える上でも大変興味深い。野外においてコケ植物の乾燥ストレス応答を研究する場として、コケ植物が旺盛に繁茂しており、乾燥地や湿地という対照的な水環境が近接して存在する北極ツンドラは大変理想的である。

本研究は、コケ植物の乾燥ストレスへの応答を形態的、生理的側面から明らかにすることを目的に、ノルウェー・スピッツベルゲン島 ( $79^{\circ}$  N) において、乾燥地（荒原）と湿地（雪田）という対照的な水環境に優占種として生育するカギハイゴケ *Sanionia uncinata* を対象に、1) コロニーおよびシート形態とその機能、2) 水分生理特性、3) 光合成特性の比較研究をおこなった。

第一に、カギハイゴケのコロニーおよびシート形態とその機能を定量的に解析した。乾燥地に生育するカギハイゴケ（以下、乾燥地のコケとする）は、コロニーの厚さが平均 51mm、湿地に生育するカギハイゴケ（以下、湿地のコケとする）は平均 71mm であり、乾燥地のコケが湿地のコケよりもコロニーの厚さが薄くなっていた。しかし、コロニー密度をみると、乾燥地のコケが  $73\text{mg/cm}^3$ 、湿地のコケが  $52\text{mg/cm}^3$  であり、乾燥地のコケが湿地のコケよりも密度が高くなっていた。また、コロニー表面に配置されているシート本数も乾燥地のコケが湿地のコケよりも多く、それぞれ 39 本/ $\text{cm}^2$ 、26 本/ $\text{cm}^2$  であった。シート形態として、主茎の分枝頻度、枝の原基と考えられる休眠芽の産出頻度を比較したところ、乾燥地のコケが湿地のコケに比べて分枝頻度、休眠芽の産出頻度ともに高かった。以上のことから、乾燥地ではシートの分枝頻度を高めることによって、シートが密に詰まった密度の高いコロニーを形成していると考えられた。コロニーがもつ機能として環境緩衝能力を取り上げ、乾燥地および湿地のコケの水分保持能力（最大水分保持量、水分消失抵抗）とその副次的産物である貯熱能力を比較した。その結果、乾燥地のコケが湿地のコケよりも高い水分保持能力をもち、貯熱能力も高いことがわかった。

第二に、カギハイゴケの様々な含水量に応じた水ポテンシャルを測定し、植物体が乾燥に曝されたときの水分状態の変化を詳細に解析した。そして、コケ植物の水分生理に関わるいくつかのパラメータを導き出した。まず、水ポテンシャルと含水量の関係から、植物体内に貯えることができる最大水分量（飽和含水量）、自由水が失われるときの含水量およびそのときの水ポテンシャルを求めた。乾燥地のコケの飽和含水量は 352%DW（植物体の乾燥重量当たりの水分重量）であり、湿地のコケのそれは 556%DW であった。自由水を失うときの含水量は乾燥地のコケが 55%DW、湿地のコケが 73%DW であり、そのときの水ポテンシャルはそれぞれ  $-7.2\text{MPa}$ 、 $-4.1\text{MPa}$  であった。以上のことから、乾燥地のコケは湿地のコケに比べ、植物体内にあまり貯水せず、低い水ポテンシャルになっても自由水を失いにくいことがわかった。次に、P-V 曲線から膨圧を失うときの水ポテンシャル（膨圧消失点）、最大膨圧のときの浸透ポテンシャルを求めるに、乾燥地のコケの膨圧消失点は  $-3.56\text{MPa}$ 、最大膨圧のときの浸透ポテンシャルは  $-0.98\text{MPa}$  だった。いっぽう、湿地のコケの膨圧消失点、最大膨圧のときの浸透ポテンシャルはそれぞれ、 $-1.35\text{MPa}$ 、 $-0.50\text{MPa}$  であった。これらのことより、乾燥地のコケは湿地のコケに比べ、厳しい乾燥条件に曝されても膨圧を失いにくく、このことは最大膨圧のときの浸透ポテンシャルが低いことによってもたらされていると考えられた。また、乾燥地および湿地のコケにおいて、浸

透調節機能が備わっているか検証したところ、両者ともに浸透調節機能をもっていることがわかった。さらに、乾燥地のコケが相対的に高い浸透調節機能をもつことも示唆された。

第三に、乾燥ストレスがカギハイゴケの生理活性に及ぼす影響を明らかにするために、水分条件と光合成および呼吸活性、温度条件、光条件と光合成活性の関係を調べた。まず、含水量と光合成活性の関係をみると、最適含水量が乾燥地のコケで 350%DW、湿地のコケで 569%DW となり、乾燥地のコケがより少ない含水量で最大光合成速度に達した。しかしながら、飽和含水量を 1 としたときの相対含水量と光合成活性の関係は、乾燥地のコケと湿地のコケの間でほとんど違いがみられなかった。つまり、植物体レベルでの水分消失に対する光合成活性の低下のパターンはほとんど変化せず、コケの光合成における最適含水量を決めるものは飽和含水量であるといえる。水ポテンシャルと光合成活性の関係をみると、湿地のコケに比べて膨圧消失点、自由水を失うときの水ポテンシャルが低い乾燥地のコケは、体内の水ポテンシャルの低下に応じた光合成活性の低下の度合いが緩やかで、水ポテンシャルがより低い状態になっても高い光合成活性を維持することがわかった。水分条件と呼吸活性の関係は、上記の水分条件と光合成活性の関係と同様のパターンを示した。

温度条件と光合成活性の関係は乾燥地のコケ、湿地のコケでほとんど差がみられなかった。しかし、光条件と光合成活性の関係には大きな違いがみられた。つまり、乾燥地のコケは光補償点、光飽和点、そして最大光合成速度が低い弱光利用型、湿地のコケは光補償点、光飽和点、そして最大光合成速度が高い強光利用型の光合成特性を示した。乾燥地のコケがツンドラというオープンな環境に生育しながら、弱光利用型の光合成特性を示す理由としては、乾燥地のコケはそこに水が供給される雨または霧の日に光合成を行うのがほとんどであり、その日の弱い光強度に適応したことが考えられる。

本研究の結果、コケ植物は乾燥ストレスに対して、形態レベル、生理レベルで動的な応答を見せることが明らかになった。そして、北極ツンドラの乾燥地に生育するコケは、雨または曇りの日の多い北極ツンドラの気象条件によく適応したエネルギー獲得手段をもつことも初めて明らかになった。また、本研究は研究対象に同じ種でありながら幅広い水環境に生育する種を選んだことで、コケ植物の環境変化に対する形態的、生理的可塑性の高さを明示することになり、今後なぜコケ植物が高山や極地などの極限環境に幅広く分布することができるのかという未解決の課題を解明することにも繋がると期待される。

## 論文の審査結果の要旨

博士論文の審査申請のあった上野健君の論文は、「北極ツンドラにおけるコケ植物の乾燥ストレス応答に関する生理生態学的研究」と題して、6章から構成されている。植物の生理的活動を機能させる上で水は基本的に重要であり、それが欠乏する状態、すなわち乾燥ストレスは植物の生育を脅かす最も深刻な要因と考えられる。しかしながら、高山、極地など広く極限環境に分布するコケ植物が乾燥ストレスにどのように応答するかという問題は殆ど解明されていないのが現状である。本論文は北極ツンドラ域の代表的なコケ植物であるカギハイゴケ (*Sanionia uncinata*) を用い、そのコロニー構造と機能、水分生理特性、及びそれらの特性と植物のエネルギー獲得手段である光合成との関係を解析することにより、コケ植物の乾燥ストレスへの応答性を明らかにしたものである。それらのほとんどは新知見であり、評価される内容である。

序章では、本研究に関するこれまでの研究のレビューを含め、本研究の意義、目的について記述している。第2章では多様な水環境に生育することのできるコケ植物が研究材料として優れていること、また多様な水環境がみられ、かつ高木がないために光環境を一様に扱える北極ツンドラが本研究の調査地として理想的であることを記述した。第3章では異なる水環境の乾燥地（荒原）と湿地（雪田）に生育するカギハイゴケのコロニー構造と機能の関係を比較解析し、乾燥地のコケではより高いコロニー密度を持ち、水分保持能力、コロニー内温度の保持能力などの環境緩衝能力が高まることを初めて定量的に示した。

第4章ではコケ植物が乾燥に曝され、体内の水分状態が変化する様子を水ポテンシャルと含水量の関係によって詳細に解析した。その結果、乾燥地のコケが湿地のものに比べて、細胞質の浸透圧が高く、より厳しい乾燥条件に曝されても植物体内の水分を失いにくくしていることを明らかにした。さらに、コケ植物における浸透調節の存在を初めて明らかにし、乾燥地のものが湿地のものに比べて高い浸透調節能力をもつことも示唆した。

第5章では乾燥ストレスと光合成速度、呼吸速度の関係について解析し、乾燥地のコケが湿地のものに比べて、より厳しい乾燥条件に曝されても高い光合成速度、呼吸速度を示すことを明らかにした。また、乾燥地のコケが弱光利用型、湿地のものが強光利用型の光合成特性をもつことも明らかにした。

第6章では本論文の結論を取りまとめ、総合考察を行なった。すなわち乾燥地のコケは形態レベル、生理レベルで乾燥ストレスに応答し、雨または曇りの日の多い北極ツンドラの気象条件に良く適応したエネルギー獲得手段をもつことを初めて明らかにした。

これらにより、上野 健君の論文は、なぜコケ植物が高山や極地などの極限環境に広く分布することができるのかという長く未解決であった課題の解明に繋がることになり、その研究内容は十分に評価できる。また、フィールドでのデータ収集、測定、観察などを綿密に行い、かつ室内実験でのデータを加えて観測データを検証した点も評価され、上野健君の申請した論文は博士（理学）論文に値すると判断された。