

原 著

溪流沿い水生植物カワゴケソウ科植物の現存量と光合成速度

渡辺 泰徳¹, 今市 涼子²

¹立正大学 地球環境科学部

²日本女子大学 理学部 物質生物科学科

(2008年11月10日受理)

要 旨 乾季・雨季をもつ熱帯の、早瀬の岩上や滝の崖に生育するタイ産のカワゴケソウ科植物2種, *Thawatchaia trilobata* と *Hydrobryum khaoyaiense*, の植物体の現存量とクロロフィル a 含有量をもとめた。また現地において、ウインクラー法による溶存酸素濃度の変化を測定し、光合成と呼吸の速度を求めた。2種とも一般の水生植物にくらべて、体の水分含量は低く、クロロフィル a 含有量は高かった。光合成速度は、2種とも太陽光直射を受ける水面でよりも水深20cmの位置で高い結果を示した。また、紫外線を透過せず可視光のみを通過するフィルターを付して測定した場合は、水面でも高い速度を示した。これらの事実からカワゴケソウ科の植物体は、生育時に太陽紫外線による強光阻害を受けている可能性があり、紫外線が減衰するやや浅い水深が生育に適していると考えられた。

はじめに

カワゴケソウ科植物は、溪流や河川（早瀬）の岩上や滝の崖に生育する溪流沿い水生植物で、3亜科47属、約270種が乾季・雨季の変化のある世界の熱帯・亜熱帯地域に広く分布している⁴⁾。岩に固着したカワゴケソウ科の植物体は、雨季には水中にあり常時激流にさらされるが、乾季に川の水位が下がると空中に出て花をつけ、種子を散布した後、枯れる。雨季の間、常に激流にさらされるという選択圧がかかった結果、カワゴケソウ科植物は非常に特異な形態を示すように進化したと考えられる⁵⁾。一般的な被子植物と大きく異なり、カワゴケソウ科では、茎、葉、根の器官の区別が曖昧になっている。岩に固着するための器官は根と考えられているが、扁平になることが多く、種によっては葉状になっているものも多い。岩に固着した根から作られる器官が、葉なのか、あるいはシュート（茎+葉）なのか、あるいは両者の中間器官なのか、比較形態学および分子遺伝学的な研究が進んでいるが、未だ明確な答えは得られていない^{2, 3, 8, 12)}。

近年行われた分子系統解析から、カワゴケソウ科は、

極端な体制の変化を起しているにもかかわらず、真正双子葉植物のオトギリソウ科に近縁であることが示された^{1, 13, 14)}。すなわち陸生のごく普通の双子葉植物が、早瀬という生態的環境に進入した時、跳躍的な形態の進化を起したものと考えられる。このように特異な生態環境に生育しているカワゴケソウ科は、形態学的形質や生活史だけでなく¹⁰⁾、生理生態学的な形質においてもユニークな適応を起していることが予想される。これまでの研究から、呼吸速度が著しく高く、光合成には重炭酸イオン (HCO_3^-) は利用できず、空気中からの溶存炭酸 (CO_2) のみを用いていること⁵⁾、また急流中では溶存酸素量や、空気中からの二酸化炭素の溶解量も高く、体の表面、あるいは匍匐体とシュートの隙間からそれらを取りいれていることが示唆されてはいるが⁴⁾、生育現場における成長や光合成の測定に基づいた生理生態学的な報告は全くなされていない。なぜカワゴケソウ科は早瀬や滝にしか生育していないのか、カワゴケソウ科の生態はほとんどわかっていない¹¹⁾。

生育現場におけるカワゴケソウの生態研究は、不安定な河川環境では困難な場合が多い。特に、光合成速度の測定は、水中生物であること、植物プランクトンのように均一集団として取り扱えないことなどの点で工夫が必

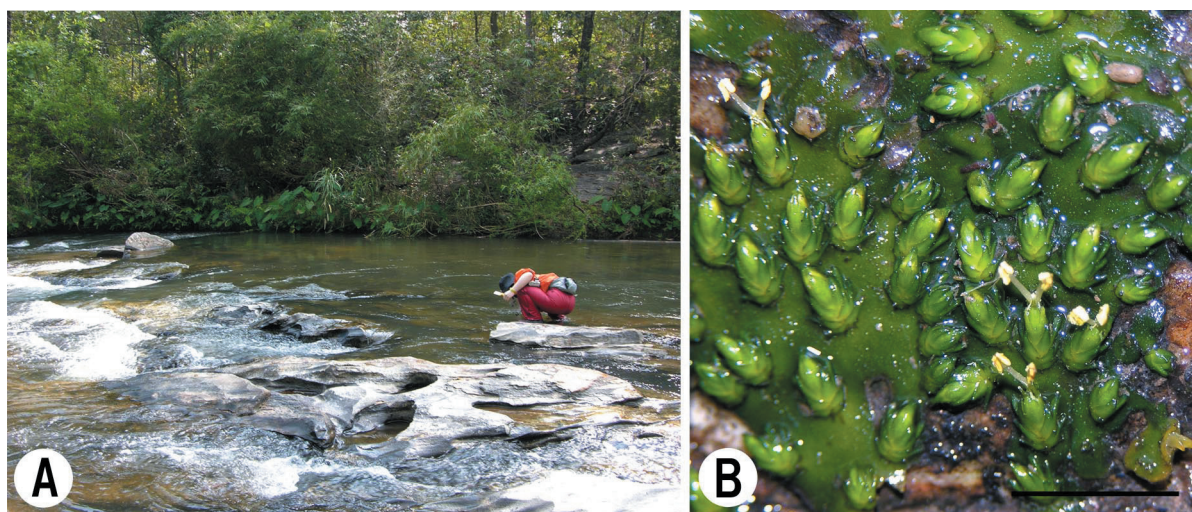


Fig. 1. Habitat (A) of *Thawatchaia trilobata* (B) in Mae Wang Stream, Doi Inthanon National Park, Thailand.

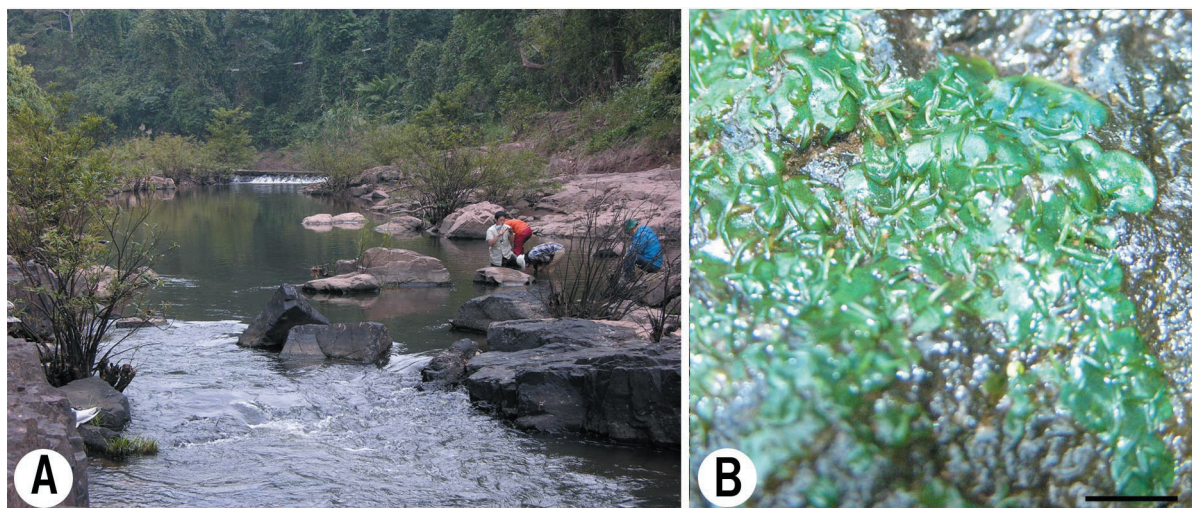


Fig. 2. Habitat (A) of *Hydrobryum khaoyaiense* (B) in Haew Narok Water Fall, Khaoyai National Park, Thailand.

要である。しかしこれらの点が克服されれば、この植物が必要とする光条件や二酸化炭素の供給源、水流の必要性などの解明などにつながり、陸から水中への適応進化過程を推測するために有用な根拠となるに違いない。カワゴケソウ科を対象とした光合成活性の定量的測定は、河床の付着藻類の測定方法を準用することが可能と考えられるが、藻類よりは大型の構造を持つカワゴケソウ科植物体への適用方法はさらに検討されなければならない^{15, 17)}。

本研究の目的は、これまで研究例の非常に限られているカワゴケソウ科の植物の生育ハビタットでの光合成測定を試み、また、岩に付着生育する植物体の現存量とクロロフィル a 含量を調べ、今後の研究基礎とすることである。

材料と方法

1. 材料と調査地

調査研究は、2005年12月にタイ国北部、Doi Inthanon 国立公園、Mae Wang 川、およびタイ国中部、Khaoyai 国立公園、Haew Narok 滝で行なわれた。Mae Wang 川は標高 338m の低山帯に位置する照葉樹林内の溪流で、河床は巨岩で構成され局部的に砂地の河岸が散在していた (Fig. 1A)。岩盤にはパッチ状に *Thawatchaia trilobata* M. Kato, S. Koi & Y. Kita が生育していた (Fig. 1B)。Haew Narok 滝に流れおちる上の川は、標高 670m の山中にある急流で、林縁から離れた開放的な場所であった (Fig. 2A)。本地においても *Hydrobryum khaoyaiense* M. Kato が、岩盤にパッチ状につき (Fig. 2B)、またし

ばしば巨礫にも固着していた。どちらの河川水も透明であったが、溶存腐植物質によると思われる微褐色を呈していた。

2. 調査方法

両種とも分布は不規則かつパッチ状であったので、現存量測定用の試料は植物体がほぼ均一に生育していた群落の中央部の一定面積をスパテラではがして採取した。採取した植物体を低温下に持ち帰り、湿重を測定後、85°Cで12時間乾燥し、乾燥重量を測定した。試料の一部は湿重を測定後、100%メタノールを加えて、冷蔵庫内に48時間浸漬して色素を抽出し、クロロフィル a を蛍光光度計 (Turner, TD-700) によって定量した。

光合成活性の速度は、カワゴケソウ試料を現場の河川水と密閉して生育場所にインキュベートし、溶存酸素濃度の変化から測定を行った。光合成測定のインキュベーションは、付着状態のカワゴケソウ植物を用いた測定と、岩から剥がした植物体の、2通りの方法で行なった。Mae Wang 川調査地では、*Thawatchaia trilobata* の生育している岩盤の一部を崩し、植物体が付着生育している基質全体を、透明プラスチックバッグ (Whirl-pak) に封入し、一定時間ごとに中の河川水を小型酸素ビンに採取し、その溶存酸素濃度をマイクロインクラー法で定量した (Fig. 3)。測定された溶存酸素濃度の変化は実験中のサンプリングによる封入水量の変化を補正して、試料植物

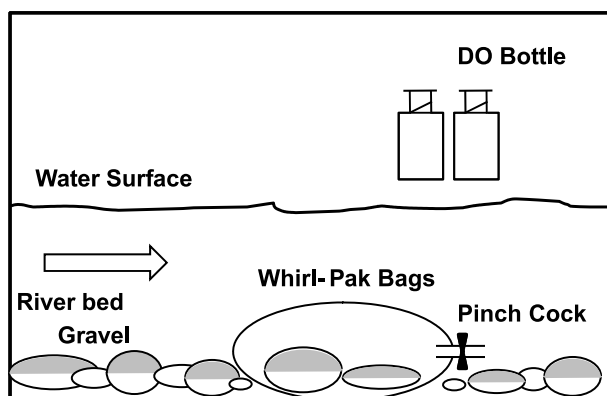


Fig. 3. Schematic illustration of the plastic bag method to incubate attached plants with their substrata for the determination of change in dissolved oxygen concentration.

体あたりの光合成速度を算出した。呼吸速度は、インキュベーションの際にアルミファイルをかけて完全に遮光したプラスチックバッグにおける溶存酸素濃度の変化によって測定した。この方法は同一試料についての変化が測定できるという利点があるが、光合成・呼吸速度に対する密閉による水質変化の影響がありうる。しかし、今回の測定では、溶存酸素・炭酸濃度の変化が少ない短時間の範囲であるため、重大な支障にはならなかったと考えられる。

今回の測定で得られた光合成と呼吸の速度は、厳密には、カワゴケソウのみの活性ではなく、付着群集としての代謝速度である。しかしカワゴケソウ群落は単一種で構成されており、また、岩盤や植物体上の微生物膜の発達は非常に少なかったため、カワゴケソウによる値とみなして問題ないと考えられる。

Haew Narok 滝調査地での *Hydrobryum khaoyaiense* は生育している岩盤を採取できなかったため、スパテラではがした植物体を透明バイレックスガラス試験管に密閉してインキュベートし溶存酸素濃度変化を測定した。*H. khaoyaiense* の光合成測定では、生育場所近くの水深が異なる場所からの植物体、暗条件の場合、および近紫外線をカットした場合、可視光線 (PAR) のみを透過するプラスチックフィルムをかけた場合など、異なった条件での比較を行なった。

結果と考察

1. 現存量

Mae Wang 川の調査地の *Thawatchaia trilobata* は、流速の大きい流心近くの巨岩の水深 20 cm から水面上 10 cm までの範囲にパッチ状に生育していた。群落は水流が強く当たり水面が泡立つ場所に発達する傾向が認められた。また、日射条件の良い場所に局在していた。Haew Narok 滝調査地の *Hydrobryum khaoyaiense* は、100~4,000 m² の不規則形状のパッチが水深 30 cm から、水面にかけて広がっていた。これらの群落の面積あたりの現存量を Table 1 に示す。

カワゴケソウの現存量は成長過程で大きく変化すると考えられる。今回の調査は、成長がほぼ完了した時期に相当するので、この調査地でのカワゴケソウ現存量としては、ほぼ最大に達していたと推定される。2種の値と

Table 1. Biomass of Podostemaceae plants at the river floor in two Thailand rivers (December, 2005)

Habitat	Species	Biomass (mg dw cm ⁻²)	Chl. a content (μ g chl. a mg dw ⁻¹)	Water content (%)
The Mae Wang River	<i>Thawatchaia trilobata</i>	3.8 \pm 3.1 (n = 5)	6.2 \pm 2.3 (n = 5)	81.5
The Haew Narok Fall	<i>Hydrobryum khaoyaiense</i>	4.4 \pm 1.3 (n = 4)	4.9 \pm 2.0 (n = 4)	88.6

AV. \pm S.D. (Numbers of samples)

も、流速の大きい河川をハビタットとする付着藻類と比較し、やや高い現存量といえる¹⁷⁾。カワゴケソウの水分含量は81.5%、88.6%であり、一般の水中に生育する沈水植物で水分が90~97%であるのに比べ（渡辺泰徳未発表データ）、低い値であった。これは、細胞間隙をもたない組織構造のためかもしれない²⁾。クロロフィル a 含有量も藻類と比べれば高くないが、非同化部分を含めて考えれば、一般の植物体よりは非常に高い値と言える。すなわち、植物体の大部分が同化部分といえる緑色の扁平な構造をしているからであろう。

2. 光合成速度

Mae Wang 川調査地で *Thawatchaia trilobata* を水深10cmの河床にインキュベートした場合の、光合成（純光合成）と呼吸による溶存酸素の放出と吸収を Fig. 4 に示す。

測定は日中に行われたが、水温は23.6°C、天空条件は

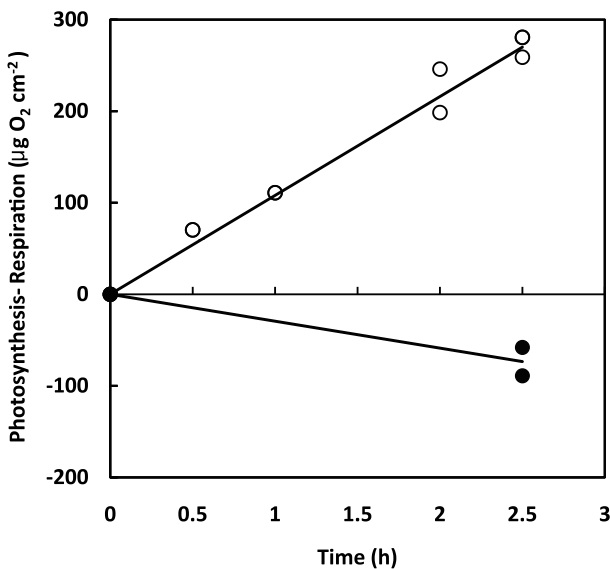


Fig. 4. Evolution and uptake of dissolved oxygen by *Thawatchaia trilobata* during the incubation within the plastic bag at the 10 cm depth in the Mae Wang River.

ほぼ安定しており晴天で、光合成有効波長の光量子放射束密度は1,000~1,400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の範囲であった。

測定期間を通して光合成による酸素発生は直線的であった (Fig. 4)。ここで得られたカワゴケソウの葉面積あたりの光合成速度は、光合成の盛んなトウモロコシ葉などが最適光条件で行う速度の10~50%であり、多くの陸上植物の葉での値と近いものであった⁹⁾。光合成速度に対する呼吸速度の比率はほぼ25%で、河川の付着藻類と比べて¹⁷⁾ ほぼ同様かやや低い傾向にあった。一般の維管束植物の個体全体での比率に比べても、値が高かった。これは、カワゴケソウの体が扁平でほぼ全ての部位が同化部分として機能し、呼吸のみに関与する非同化部分の構造が少ないことがその理由と考えられる。また、通常の河川の岩石上に発達する藻類群集のように群落内部に進入する光の減衰が大きくないことも光合成の比率が大きいことに関係すると推察できる。

Haew Narok 滝調査地の *Hydrobryum khaoyaiense* について、川の異なる場所にインキュベートした場合の光合成速度（純光合成）の結果を Table 2 に示す。この際の測定は、タイムコースは調べずにすべて1時間の測定であった。

測定例数が少ないが、まとめると以下の結果が得られた。(1) *H. khaoyaiense* の光合成速度は *T. trilobata* のそれと同程度であった。(2) 太陽光直射を受ける水面よりも水深が20cmの位置での光合成速度が高かった。これは、一般に光合成の強光阻害といわれる現象で、その原因は近紫外線によるものと推定され、植物プランクトンでも知られている現象である^{6, 7)}。腐植質を含む河川水は紫外線の吸収性が高い。そのため、20cmの水深でも強光阻害が弱められている可能性が高い。ただし、カワゴケソウの生育時期と水位変動を考えると、現在の生育水深がこの強光阻害に対する適応的な特性だけでは決まっていまいであろう。今後、生育過程を追った詳細な研究が必要である。

今回の研究では、カワゴケソウの個体成長を調べていないが、光合成による生産有機物の植物体各部への分配とその効率についても今後調べる必要があり、それが明

Table 2. Photosynthetic rate of *Hydrobryum khaoyaiense* at the Haew Narok Stream in Thailand (December, 2005)

Position	Light Condition	Net Photosynthetic Rate ($\mu\text{g O}_2 \text{ mg dw}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	
Water surface	Direct sun light	12.3±4.3 (n=3)	
Water surface	Without ultraviolet	19.8, 21.5	UV cut filter
20 cm in depth		20.2, 22.8	
20 cm in depth	Dark	-4.2±0.3 (n=3)	coverd with aluminum foil
40 cm in depth	Dim light	5.1, 7.0	shaded by rocks

AV.±S.D. (Numbers of samples)

らかになればこの植物群の形態や生理特性の適応的解釈に役立つと考えられる。今回の測定結果から推測すると、光合成速度の高さに比べ、個体成長が著しくないと考えられる。カワゴケソウは水中生物のため光合成産物の一部が溶存有機物として細胞外に排出されている可能性もある。グリコール酸など代謝産物の細胞外排出は藻類で知られており¹⁶⁾、光呼吸や細胞内の還元力調整などの生理的機能と関連するといわれている。カワゴケソウの光合成代謝経路、吸収する炭酸源などの解明が、生理学的にも生態学的にも興味深い課題である。

カワゴケソウは生育地が人里から離れた不安定な河川環境であり継続した追跡調査が困難である場合が多い。生理生態的な研究を行なうためには、実験室レベルでの環境制御下での培養研究が行われる必要があるだろう。

謝 辞

本研究は、日本学術振興会科学研究費補助金 No. 16255005 の助成によって行われた。またタイ森林局の Thawatchai Wongprasert 氏、ならびに日本女子大学大学院生の藤浪理恵子氏の調査協力に感謝する。

参考文献

- 1) Gustafsson, M.H.G., Brittrich, V. and Stevens, P.F.: *Int. J. Pl. Sci.* **163** 1045-1054 (2002).
- 2) 今市涼子: 「多様性の植物学」 2. 植物の系統 (岩槻邦夫, 加藤雅啓 編) p.54-86 東京大学出版会 東京 (2000).
- 3) Imaichi, R., Hiyama, Y. and Kato, M.: *Ann. Bot.* **96** 51-58 (2005).
- 4) 加藤雅啓: 植物の系統 東京大学出版会 東京 (2000).
- 5) 角野康郎: *Plant Morphology* **4** 18-22 (1992).
- 6) Kim, D.S. and Watanabe, Y.: *Ecol. Res.* **8** 225-234 (1993).
- 7) Kim, D.S. and Watanabe, Y.: *J. Plankton Res.* **16** 1645-1654 (1994).
- 8) Koi, S. and Kato, M.: *Ann. Bot.* **99** 1121-1130 (2007).
- 9) 宮地重遠, 村田吉男 編: 光合成と物質生産 p.535 理工学社 東京 (1980).
- 10) 野呂忠秀, 鈴木廣志, 藤田忠士, 金山敏秀: 植物研究雑誌 **68** 253-260 (1993).
- 11) Philbrick, C.T.: *Aquatic Bot.* **57** 1-4 (1997).
- 12) Rutishauser, R.: *Aquatic Bot.* **57** 29-70 (1997).
- 13) Savolainen, V., Fay, M.F., Albach, D.C., Backlund, A., van der Bank, M., Cameron, K.M., Johnson, S.A., Lledo, M.D., Pintaud, J.C., Powell, M., Sheahan, M.C., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Westom, P., Whitten, W.M., Wurdack, K.J. and Chase, M.W.: *Kew Bull.* **55** 257-309 (2000).
- 14) Soltis, D.E., Soltis, P.S., Chase, M.W., Mort, M.E., Albach, D.C., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W.H., Hoot, S.B., Fay, M.F., Axtell, M., Swensen, S.M., Prince, L.M., Kress, W.J., Nixon, K.C. and Farris, J.S.: *Bot. J. Linn. Soc.* **133** 381-461 (2000).
- 15) 渡辺泰徳: 水圏における光合成および生産量測定に伴う関連項目の測定. 「光合成研究法」(加藤 栄, 宮地重遠, 村田吉男 編) pp.110-138 共立出版 東京 (1981).
- 16) Watanabe, Y.: *Arch. fur Hydrobiol.* **91** 219-230 (1981).
- 17) 渡辺泰徳: 付着藻類光合成活性の測定法 「多摩川の総合研究」河川生態学術研究会多摩川グループ編 pp.33-36 (2000).

Biomass and Photosynthetic Rate of Two Species of Podostemaceae (River-weeds)

Yasunori Watanabe¹ and Ryoko Imaichi²

¹Department of Environmental Systems, Rissho University

²Department of Chemical and Biological Sciences, Japan Women's University

(Received November 10, 2008)

Abstract: Biomasses and photosynthetic rate were measured in two species of Podostemaceae, *Tawatchaia trilobata* and *Hydrobryum khaoyaiense*, which were grown on the river-bed habitats at the tropical streams in Thailand. Water content and chlorophyll a content of these two species were higher than general submerged plants in terms of whole plant. Photosynthetic rate, *in situ*, which was determined by measuring the change of dissolved oxygen, was almost the same as terrestrial plants under the similar conditions. Higher rate was recorded at submerged conditions (20 cm in depth) than at the water surface, suggesting the presence of “high light inhibition” of photosynthesis. This seemed to be brought about by solar ultraviolet radiation, because photosynthetic rate was enhanced when the plant was incubated without ultraviolet radiation even at the water surface. This fact suggests that the habitat of Podostemaceae, submerged riverine conditions, is partly determined by reducing strong solar radiation at the tropical climate.