

ミズゴケ類の光合成速度の環境応答とその生態的意義[‡]

北九州市立大学 国際環境工学部

原口 暁[‡]

1. はじめに

ミズゴケ類は、北方泥炭地、とくに貧栄養な湿原であるbogの主要な構成種で、泥炭形成植物として重要な植物群である。ミズゴケ類は、1綱1目1科1属のミズゴケ科、ミズゴケ属に属する鮮類で、世界で150-200種、日本国内で約40種が確認されている。ミズゴケ類の分布は、乾燥地と氷河を除く世界中の陸地のほぼ全域にわたっているが、分布の中心は寒冷な冷温帯から亜寒帯に至る高緯度地域、すなわち周極域が中心である。低緯度地域では、山岳地帯のやや寒冷な雲霧域に分布が見られるが、低地の高温な地域にも若干の分布域が知られている¹⁾。

ミズゴケ類は、細胞壁が持つプロトン交換機能と、ミズゴケ酸の分泌によって生育環境を酸性化するとともに、酸性化した泥炭土壌では有機物分解速度が低くなるために腐植酸の蓄積が進み、泥炭土壌の酸性化は一層進む。そのため、ミズゴケ類は泥炭の酸性土壌環境に適応して、ミズゴケ優占群集を構成し、このミズゴケ群集の中には、酸性で過湿な土壌環境に適応した種が生育し、ミズゴケ類とともに群集を構成している。ミズゴケ群集の構成種は、ミズゴケ類とともに泥炭形成に寄与し、泥炭土壌として有機炭素を蓄積してゆく。地球上での泥炭地の面積は陸地のわずか3%であるが、泥炭中への炭素蓄積は、土壌中の有機炭素の22-35% (全土壌有機炭素量は約 1500 Pg) を占め、泥炭地の消長は大気炭素量に大きく影響する。泥炭地は生物地球化学的炭素循環に深く関係し、地球環境の調節系として重要な生態系の一つである。したがって、泥炭形成植物の光合成機能は、大気炭素を

有機物として固定し、これを土壌中に蓄積する速度を決める直接的要因としての意義を持つ。なかでも北方泥炭地の主要な構成種であるミズゴケ類の遺体は泥炭の主成分となり、その光合成、一次生産についての関心が近年高まっている。

2. ミズゴケ類の光合成と群集の一次生産

蘚苔類のような無管束植物の個体単位での光合成測定は、植物体が小型であり、光合成器官と非光合成器官との区分が難しいために計測が難しいのが一般的である。さらに、ミズゴケ類のような半水生の植物は、大気環境での計測と水圏環境での計測で大きな相違が生ずるため、計測値を現場の群集での一次生産機能の評価として用いる場合、困難が生ずる。陸生の維管束植物の場合は、葉の気孔を介してのガス交換速度を気相中で計測することで、また沈水植物や沈水葉の場合は、液相中の溶存酸素ないしは溶存二酸化炭素(炭酸)濃度変化を計測することで光合成や呼吸速度を定量することが可能であるが、ミズゴケ類のように植物体の一部が水中にあり、一部が大気中にあるような植物では、植物体と気相および液相間での物質輸送速度を定量する必要が生ずる。さらに、ミズゴケでは光合成を行う葉緑細胞は、これより大型の貯水細胞に挟まれ、これに包埋して存在するため、葉緑細胞のガス交換は、直接的には貯水細胞に含まれる水相との間で行われる事になる。これはちょうど、水生の光合成プランクトンの二酸化炭素交換速度を、水相と気相との間のガス交換速度で測定することと同じである。この場合のガス交換速度は、水相と気相との二酸化炭素分圧の差に

[‡] 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

* 連絡先 E-mail: akhgc@env.kitakyu-u.ac.jp

よって決定されることになり、細胞内外でのガス交換速度とは異なる。貯水細胞と大気との間でのガス交換は、葉緑細胞でのガス交換との間で時間的な遅れが生じるとともに、貯水細胞がバッファとしての機能も果たすため、気相中でのガス交換を短時間で適切に測定することは難しい。筆者らの計測では、ミズゴケ類の光合成速度の気相中での計測値は、水相での計測値の1/10程度になる場合が多く^{2,3)}、ミズゴケ類の光合成測定には技術的な問題があることがわかる。

また、群集レベルでの光合成速度については、群集を模倣した実験系での計測や、チャンバー法を用いた現場での計測が行われている。Gerdol et al.⁴⁾や、Jauhainen and Silvola⁵⁾による群集を模倣した実験系での計測では、群集の正味の二酸化炭素収支は群集による吸収となることが示されている。しかし、Strack and Price⁶⁾によるミズゴケ泥炭のモニリスを用いた計測では、正味の二酸化炭素収支は群集からの放出となっている。さらに、チャンバーを用いた現場での計測結果に関しては、ばらつきが非常に大きく、Kivimäki et al.⁷⁾は群集による正味の二酸化炭素吸収となることを示している一方で、McNeil and Waddington⁸⁾は水分条件に応じて吸収になったり放出になったりすること、さらにGoulden and Crill⁹⁾は1日の経時変化の中で、ほとんどの時間帯で群集からの正味の二酸化炭素放出となっていることを示している。筆者らのタゲ原湿原における同様な計測では、快晴時の日中でもしばしば正味の二酸化炭素フラックスがミズゴケ群集から大気への方向で正の値をとることが実測されている。このように、同一の方法を用いても異なる結果が得られる理由の一つとして、Smolders et al.¹⁰⁾などが述べているような、有機物の酸化分解で土壌（泥炭）から放出された二酸化炭素を直接ミズゴケが吸収するプロセスが考えられる。ミズゴケ群集の炭素収支は、これまで大気と群集との間での輸送のみを考えてきたが、土壌、大気と群集との3者間での輸送を考えなくてはならないことが、以上の研究例からわかる。

このように、ミズゴケ群集の光合成速度に関しては、今後計測手法を検討する必要はあるが、個体レベル、ないしは群集レベルでの光合成活性の計測は、分子や細胞レベルでの計測とは異なり、ミ

ズゴケ個体が置かれた環境に対する応答を適確に評価し、環境変動の中でのミズゴケ群集の一次生産機能や群集変遷を考える上で大変重要であり、さまざまな環境変数に対する光合成応答の研究が提示されている。ミズゴケ類の生理生態特性に関しては、ミズゴケが北方域の泥炭地の主要な構成植物であり、炭素循環と気候変動の鍵となる群集として重要視されているにもかかわらず、まだ十分に解明されていないのが現状であるが、以下に、ミズゴケ類の光合成活性の環境応答の研究について解説する。

3. ミズゴケ類の光合成活性の環境応答

ミズゴケの一次生産速度の環境応答については、たとえばミズゴケの伸長成長量や重量変化の計測による多くの研究が行われている。また、近年では炭素循環の観点から有機物生産と分解による泥炭土壌と大気との間の炭素収支を議論する研究も進められている。以下、生理生態的な観点から、ミズゴケ類の光合成速度に直接影響を及ぼす要因についての研究例を紹介する。

ミズゴケ類の耐乾性に関しては、植物体の含水率と光合成速度との関係に関する計測が多く行われている。耐乾性は、泥炭湿地の植物群集に見られる微地形に対応した水分環境の傾度上でのミズゴケ類の光合成機能と群集構造との関係を議論する上で重要な生理的指標である。一般に、ミズゴケ類が優占する湿地では、微地形と呼ばれる地表面の凹凸が見られ、凸部をhummock、凹部をhollowと呼んでいる。微地形の形態や微地形に対する呼称は多数存在するが、ここではその詳細については割愛する。微地形の高低差は、良く発達したhummockでは1mを超えるが、わずか1-2cmの標高差の凹凸も土壌環境の違いに大きく反映され、これが湿地植生を決める要因となることも知られている^{11,12)}。

ミズゴケ類は、この微地形に対して種特異的な分布を示し、良く発達したhummockの最上部を占めるチャミズゴケが属するAcutifolia節の種から、冠水状態の凹部を占めるハリミズゴケなどが属するCuspidata節の種まで、おおよそ節の単位で微地形上の生育場所が決まっている。これらの中には、オオミズゴケの属するSphagnum節などの種が

分布している。Cuspidata節の植物では、葉緑細胞が葉の背軸面側にあるため、光の獲得には有利であるが、大気に触れると葉緑細胞が水分を失うため、耐乾性は低い。一方、Acutifolia節の植物では、葉緑細胞が葉の向軸面側にあるため、光の獲得には不利であるが、葉緑細胞が大気に触れにくい構造となっているため、耐乾性は高い。

ミズゴケ類の光合成活性と水分環境との関連に関しては、Murray et al.¹³⁾、Galen et al.¹⁴⁾などの研究例があり、多くのミズゴケ種で乾燥重量の6-8倍の含水率で最大光合成速度を示し、含水率がこれを下まわると急速に光合成速度が低下することが示されている。一方、Maseyk et al.¹⁵⁾は、ミズゴケマットを形成する *Sphagnum cristatum* では、含水率が乾燥重量の20倍で光合成速度が最大になることを示しているが、含水率は、貯水細胞と葉緑細胞の体積比率によって大きく異なるため、必ずしも含水率が植物体の水分状態を表現する適切な変量ではなく、水分含量と光合成速度との関連からミズゴケ類の耐乾性を議論することは難しい。

ミズゴケ種の微地形上での分布は、葉の細胞の配列と関連した耐乾性の違いで説明できるが、同時に化学的水環境とも関連をもっている。ミズゴケ類の成長に及ぼす化学的環境 (pHや栄養塩濃度) の影響に関しては、Clymo らの研究^{16,17)}にまとめられているように、一般にミズゴケ類は酸性環境と貧

栄養環境での生育が良好である。栄養塩の中では、カルシウムやリンが高濃度になると成長が抑制されることが知られている。光合成活性に及ぼす水環境の影響については、pHと光合成との関連に関する筆者らの研究を後述する。栄養塩負荷とミズゴケ類の成長、光合成機能との関連に関しては、近年、大気降水由来の窒素負荷との関連が議論されている。Heijmans et al.¹⁸⁾、Gunnarsson and Rydin¹⁹⁾、Limpens et al.²⁰⁾、Granath et al.²¹⁾などの研究では、いずれも窒素負荷によりミズゴケ類の一次生産速度は低下することが示されているが、光合成速度は窒素負荷により増加し、必ずしも純光合成速度が純一次生産とは一致しない。

Ferguson and Lee²²⁾や、Baxter et al.²³⁾は、大気汚染物質であるbisulphite (HSO_3^-)のミズゴケ類の光合成活性に及ぼす効果について調べ、5 m M程度のbisulphiteの添加により、ミズゴケの光合成活性が完全に失われる事を示している。また、Potter et al.²⁴⁾はオゾン暴露によりミズゴケ類の光合成速度や伸長速度が低下することを示しているが、Niemi et al.²⁵⁾は、オゾン暴露により呼吸速度が増加するが総光合成速度には影響しないことを述べている。

同様に、紫外線のミズゴケ類の成長に及ぼす効果に関する研究も行われており²⁶⁻²⁸⁾、一般にUV-Bはミズゴケ類の伸長を抑制する要因として作用し、呼吸速度がUV-B照射により増加するが、光合成速

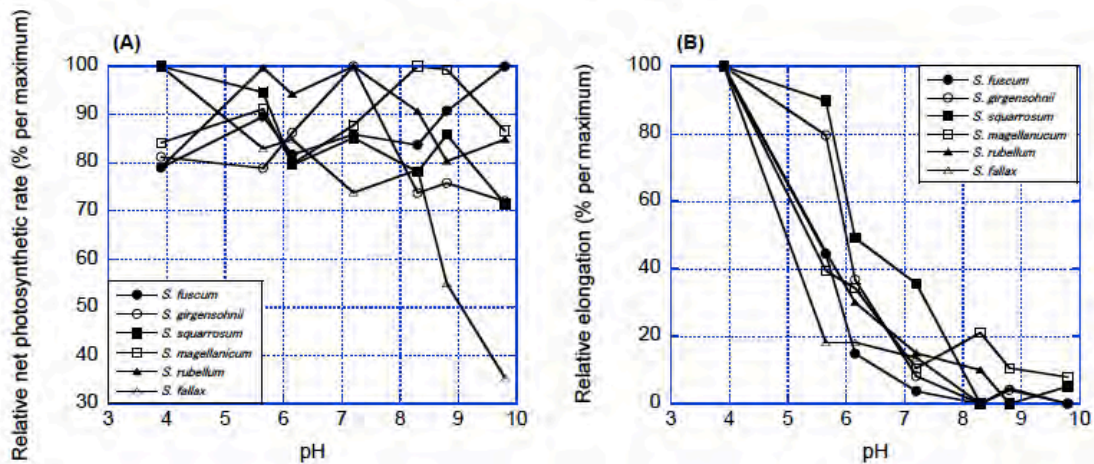


図1 北海道根室市落石に産する6種のミズゴケの (A) 純光合成速度、および (B) 40日間の伸長成長量のpH依存性。各処理における最大純光合成速度、最大伸長成長量に対する相対値 (%) で示した。分散分析の結果、いずれの種においても、純光合成速度、および伸長成長量にpH処理に対しての有意差 ($p < 0.05$) が認められた。光合成速度は、二酸化炭素の交換速度の測定より求めた。種名は、*Sphagnum fuscum*: チャミズゴケ、*S. girgensohnii*: ホソバミズゴケ、*S. squarrosum*: ウロコミズゴケ、*S. magellanicum*: ムラサキミズゴケ、*S. rubellum*: ウスベニミズゴケ、*S. fallax*: サンカクミズゴケである。

度への影響は有意ではないことが示されている。

以上のように、bisulphiteやオゾンなどの酸化性物質や紫外線は、ミズゴケ類の成長を抑制する要因として重要であることがわかるが、ミズゴケ類の生理機能、とくに光合成機能に対する直接的な影響についてはまだ十分に解明されていないのが現状である。

4. ミズゴケ類の光合成活性のpH依存性

ミズゴケの成長速度を決める要因として、ミズゴケが生育する場所の水質、なかでもpHが重要であることは、Clymoらの研究^{16,17)}をはじめ、多くの研究から明らかにされている。筆者らによる、京都市深泥池に生育する2種のミズゴケの光合成活性のpH依存性の研究では²⁹⁾、植物体に直接影響を及ぼす水の化学性が光合成活性に強く影響を及ぼしていることが示されている。すなわち、相対的に低い場所に生育し、中性付近の水に冠水する時間が長いハリミズゴケは、相対的に盛り上がったhummockに生育するオオミズゴケと比較して、中性付近のpHでも高い光合成活性を維持していた。枡潟（新潟県新発田市）とジュンサイ池（新潟県阿賀野市笹神）に産するハリミズゴケとオオミズゴケについても同様な結果であることから、ミズゴケ類の光合成速度のpHに対する応答は、種特異的なものとも言えよう。

光合成速度は一次生産速度を決める重要な要素であるので、しばしば光合成速度の計測値を基に一次生産量や成長速度を推定することができ、維管束植物では比較的良い推定値を与えるが、ミズゴケ類でも同様な関係が認められるか否かを確認するため、北海道落石地方に産する6種のミズゴケで光合成速度のpH依存性と個体の伸長速度を調べた^{3,30)}。その結果、光合成速度に関しては、至適pHに基づいて、酸性型、塩基性型、中性型に分類でき、サンカクミズゴケ、ウロコミズゴケが酸性型、ムラサキミズゴケ、チャミズゴケが塩基性型、ホソバミズゴケ、ウスベニミズゴケが中性型を示した（図1A）。これを、オオミズゴケ、ハリミズゴケに適用すると、オオミズゴケは酸性型、ハリミズゴケは中性型に分類される。ただし、pHの範囲が4.0から10.0の間では、極端な光合成速度の違いは見られないと考えるのが妥当であろう。

一方、落石産の6種のミズゴケの40日間の伸長成長量のpH依存性をみると、すべての種が酸性域で良好な伸長を示し、pH=6を越えると極端に伸長量が低下して、pH=7以上ではほとんど伸長が見られなくなった（図1B）。光合成速度のpH依存性をみると、pH=8での総光合成速度の最大光合成速度に対する割合は、サンカクミズゴケを除き50-70%程度で、このpHの範囲内では極端な差は認められないが、伸長量で見ると塩基性域での伸長成長は抑制されている。このことは、pHの影響は即効的に光合成活性に影響するものではなく、長期的に伸長に影響を及ぼすものであると言えよう。したがって、ミズゴケ類では光合成活性から一次生産速度を推定することは大変難しい。

5. ミズゴケ類の光合成活性の温度依存性

つぎに、ミズゴケの光合成活性の温度依存性についての筆者らの研究例を紹介する³⁰⁾。ここでは、大分県九重タデ原湿原に産するヒメミズゴケとオオミズゴケ、北海道根室市落石に産するチャミズゴケ、イボミズゴケ、サンカクミズゴケの比較を行った。その結果、総光合成速度の至適温度は、ヒメ

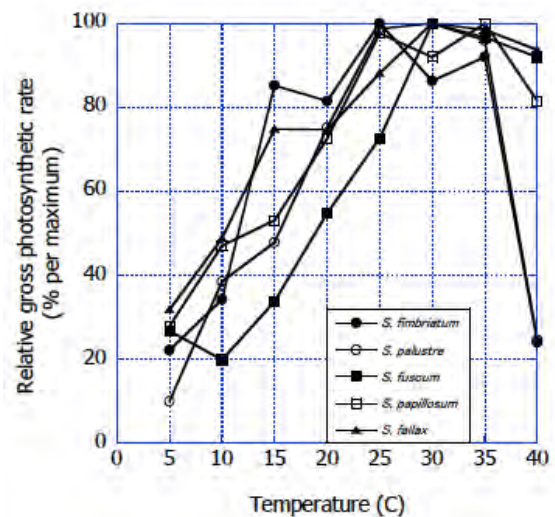


図2 大分県九重タデ原湿原および北海道根室市落石に産する5種のミズゴケの総光合成速度の温度依存性
各処理における最大総光合成速度に対する相対値 (%)で示した。分散分析の結果、いずれの種においても温度処理に対しての有意差 ($p < 0.05$) が認められた。光合成速度は、二酸化炭素の交換速度の測定より求めた。種名は、*Sphagnum fimbriatum*: ヒメミズゴケ、*S. palustre*: オオミズゴケ、*S. fuscum*: チャミズゴケ、*S. papillosum*: イボミズゴケ、*S. fallax*: サンカクミズゴケである。

ミズゴケで25°C、オオミズゴケ、チャミズゴケ、サンカクミズゴケで30°C、イボミズゴケで35°Cであり、寒冷域に分布の中心があるミズゴケ類としては高い値を示した。さらに顕著な違いは、九重タゲ原湿原産の2種のミズゴケの光合成速度は、40°Cの高温下では極端に低くなるのに対し、落石産の3種のミズゴケは共通して40°Cでもほぼ至適条件と同程度の光合成活性を維持していた。Breeuwer et al.³¹⁾は、11-21°Cの温度範囲でのミズゴケの光合成速度の計測結果から、21°Cにおける速度が最大であることを示している。また、Williams and Flanagan³²⁾は、低光強度下では0-5°Cで、高光強度下では20-25°C、種によっては30°C以上でミズゴケの光合成速度が最大となることを示している。以上の結果から、寒冷域に生育するミズゴケが決して寒冷環境下で相対的に高い光合成活性を示すわけではないこと、また寒冷域に生育する種でも40°C程度の高温条件下で高い光合成活性を維持することがわかった。ミズゴケ種の中には、南北両半球の高緯度地帯に共通して分布する種も多く、ミズゴケの種分化が熱帯地域で起こったのち、両半球の高緯度地域へと移動した可能性も否定できないだろう。光合成の温度依存性は種特異的であると考えられるが、これについてはさらにデータの蓄積が必要である。近年、コケ植物は屋上や壁面の緑化に利用されているが、ミズゴケ類も水条件さえ制御すれば、高温の屋上環境の緑化に使える材料であると言えよう。ミズゴケは泥炭を形成するため、ミズゴケの屋上緑化で効率よく大気中の二酸化炭素を固定することも可能である。

6. 今後の課題

ミズゴケ類は北方の泥炭湿地の構成種として重要で、大気と土壌、植生との間の炭素輸送を考える上で鍵となる植物の1群であるが、その光合成の生理生態的特性に関する研究例は驚くほど少ないのが現状である。研究手法によって異なる結果が得られることから、光合成測定手法の確立が重要な課題であることは、文献調査や筆者らの経験から明らかである。ミズゴケ群集の光合成機能や一次生産の正確な計測のためには、大気と植生との間の炭素輸送のみならず、土壌や水圏を含めた炭素動態の解析が必要であろう。

Received March 4, 2010, Accepted March 24, 2010,
Published December 31, 2009

参考文献

1. 浅田太郎・原口昭 (2006) インドネシア共和国中央カリマンタン州におけるハリミズゴケの1変種 *Sphagnum cuspidatum* subsp. *subrecurvum* var. *flaccidifolium* (A. Johnson) A. Eddyの新産地, 蘚苔類研究 9, 87-88.
2. Haraguchi, A. (1996) Effect of pH on photosynthesis of five *Sphagnum* species in mires in Ochiishi, Northern Japan, *Wetlands* 16, 10-14.
3. Haraguchi, A., Hasegawa, T., Iyobe, T. and Nishijima, H. (2003) The pH dependence of photosynthesis and elongation of *Sphagnum squarrosum* and *S. girgensohnii* in the *Picea glehnii* mire forest in Cape Ochiishi, north-eastern Japan, *Aquat. Ecol.* 37, 101-104.
4. Gerdol, R., Bonora, A., Gualandri, R. and Pancaldi, S. (1996) CO₂ exchange, photosynthetic pigment composition, and cell ultrastructure of *Sphagnum* mosses during dehydration and subsequent rehydration, *Can. J. Bot.* 74, 726-734.
5. Jauhiainen, J. and Silvola, J. (1999) Photosynthesis of *Sphagnum fuscum* at long-term raised CO₂ concentrations, *Ann. Bot. Fennici* 36, 11-19.
6. Strack, M. and Price, J. S. (2009) Moisture controls on carbon dioxide dynamics of peat-*Sphagnum* monoliths, *Ecophysiology* 2, 34-41.
7. Kivimäki, S. K., Yli-petäys, M. and Tuittila, E-S. (2008) Carbon sink function of sedge and *Sphagnum* patches in a restored cut-away peatland: increased functional diversity leads to higher production, *J. Appl. Ecol.* 45, 921-929.
8. McNeil, P. and Waddington, J. M. (2003) Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO₂ exchange on a cutover bog, *J. Appl. Ecol.* 40, 354-367.
9. Goulden, M. L. and Crill, P. M. (1997) Automated measurements of CO₂ exchange at the moss surface of a black spruce forest, *Tree Physiol.* 17, 537-542.
10. Smolders, A. J. P., Tomassen, H. B. M., Pijnappel, H. W., Lamers, L. P. M. and Roelofs, J. G. M. (2001) Substrate-derived CO₂ is important in the development of *Sphagnum* spp, *New Phytol.* 152, 325-332.
11. Haraguchi, A. (1991) Effects of water-table oscillation on redox property of peat in a floating mat, *J. Ecol.* 79, 1113-1121.
12. Haraguchi, A. (1992) Seasonal change in the redox property of peat and its relation to vegetation in a system of floating mat and pond, *Ecol. Res.* 7, 205-212.
13. Murray, K. J., Harley, P. C., Beyers, J., Walz, H. and Tenhunen, J. D. (1989) Water content effects on photosynthetic response of *Sphagnum* mosses from the

- foothills of the Philip Smith Mountains, Alaska, *Oecologia* 79, 244-250.
14. Gaalen, K. E. van, Flanagan, L. B. and Peddle, D. R. (2007) Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and spectral reflectance in *Sphagnum* moss at varying water contents, *Oecologia* 153, 19-28.
 15. Maseyk, K. S., Green, T. G. A. and Klinac, D. (1999) Photosynthetic responses of New Zealand *Sphagnum* species, *New Zealand J. Bot.* 37, 155-165.
 16. Clymo, R. S. and Hayward, P. M. (1982) The ecology of *Sphagnum*, in *Bryophyte Ecology* (Smith, A. J. E. Ed.) pp 229-289, Chapman and Hall, London, England.
 17. Hayward, P. M. and Clymo, R. S. (1983) The growth of *Sphagnum*: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth, *J. Ecol.* 71, 845-863.
 18. Heijmans, M. M. P. D., Klees, H., Visser, W. de and Berendse, F. (2002) Response of a *Sphagnum* bog plant community to elevated CO₂ and N supply, *Plant Ecol.* 162, 123-134.
 19. Gunnarsson, U. and Rydin, H. (2000) Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities, *New Phytol.* 147, 527-537.
 20. Limpens, J., Berendse, F. and Klees, H. (2004) How phosphorus availability affects the impact of nitrogen deposition on *Sphagnum* and vascular plants in bogs, *Ecosystems* 7, 793-804.
 21. Granath, G., Strengbom, J., Breeuwer, A., Heijmans, M. M. P. D., Berendse, F. and Rydin, H. (2009) Photosynthetic performance in *Sphagnum* transplanted along a latitudinal nitrogen deposition gradient, *Oecologia* 159, 705-715.
 22. Ferguson, P. and Lee, J. A. (1979) The effects of bisulphite and sulphate upon photosynthesis in *Sphagnum*, *New Phytol.* 82, 703-712.
 23. Baxter, R., Emes, M. J. and Lee, J. A. (1989) Effects of the bisulphite ion on growth and photosynthesis in *Sphagnum cuspidatum* Hoffm, *New Phytol.* 111, 457-462.
 24. Potter, L., Foot, J. P., Caporn, S. J. M. and Lee, J. A. (1996) The effects of long-term elevated ozone concentrations on the growth and photosynthesis of *Sphagnum recurvum* and *Polytrichum commune*, *New Phytol.* 134, 649-656.
 25. Niemi, R., Martikainen, P. J., Silvola, J. and Holopainen, T. (2002) Ozone effects on *Sphagnum* mosses, carbon dioxide exchange and methane emission in boreal peatland microcosm, *Sci. Total Environ.* 289, 1-12.
 26. Gehrke, C. (1998) Effects of enhanced UV-B radiation on production-related properties of a *Sphagnum fuscum* dominated subarctic bog, *Funct. Ecol.* 12, 940-947.
 27. Searles, P. S., Flint, S. D., Díaz, S. B., Rousseaux, M. C., Ballaré, C. L. and Caldwell, M. M. (2002) Plant response to solar ultraviolet-B radiation in a southern South American *Sphagnum* peatland, *J. Ecol.* 90, 704-713.
 28. Robson, T. M., Pancotto, V. A., Flint, S. D., Ballaré, C. L., Sala, O. E., Scopel, A. L. and Caldwell, M. M. (2003) Six years of solar UV-B manipulations affect growth of *Sphagnum* and vascular plants in a Tierra del Fuego peatland, *New Phytol.* 160, 379-389.
 29. 原口昭 (2009) 日本の湿原(8) 深泥池(2), 海洋と生物 31, 70-78.
 30. 原口昭 (2009) 日本の湿原(11) 湿原植物の生理生態, 海洋と生物 31, 450-457.
 31. Breeuwer, A., Heijmans, M. M. P. D., Robroek, B. J. M. and Berendse, F. (2008) The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species, *Oecologia* 156, 155-167.
 32. Williams, T. G. and Flanagan, L. B. (1998) Measuring and modelling environmental influences on photosynthetic gas exchange in *Sphagnum* and *Pleurozium*, *Plant Cell Environ.* 21, 555-564.

Photosynthetic Response of *Sphagnum* Plants to Environments and Its Ecological Meaning

Akira Haraguchi*

Faculty of Environmental Engineering, The University of Kitakyushu