セダム属数種の塩ストレスについて

On the Responses of Sedums to Salt Stress

飯島健太郎* 近藤三雄*

Kentaro Iijima Mitsuo KONDO

摘要：臨海地の緑化材料としての可能性を明らかにするためにセダム属数種の耐塩性について検討した。海水処理による生存日数からタイトゴメが最も耐塩性に富み、マルバマンネングサ、メキシコマンネングサ、ツルマンネングサは早期に枯死した。健全に生育している時よりも水ストレス時の方が耐塩性が増加した。次に塩分濃度とその施用方法の異なる条件下での反応では、食塩水が土壌に灌注されることによる影響が大きく、2.5～3.0%濃度ではメキシコマンネングサは枯死、タイトゴメは顕著に生育が抑制され、根からの塩分の吸収による被害が大きかった。しかし茎葉に散布される場合には影響は少なく、地上部への塩分に対する抵抗性に富んでいた。

1. 研究目的

臨海副都心のような都市空間の臨海地への拡大、アクアラインのような道路が海上を横断するケースなどが増加し、それに伴う緑化や一方では降雪地の凍結防止剤の多用等によって、塩分が植栽に与える影響が懸念されている。またその影響は、塩分の濃度あるいは土壌中に浸透したり潮風として茎葉に付着するケースなど、さまざまな状況が想定される。この分野ではすでに海浜植物の生理的特性として土壌中の塩分あるいは潮風等の地上部への塩分に対する抵抗性についての知見がある。また耐塩性については、①植物の形態変化による耐性獲得、②細胞内の浸透圧調節機構、③選択的K吸収能に関連したNaの排除能、④Salt glandの形成による塩の排出、⑤体内の高濃度耐性などのメカニズムが説明されている⁹⁾。

緑化用地被材料としてのセダム類の中には海岸を自生地とする種類もあり、耐塩性に富むことが予想されるが、その点についての知見は少ない。多肉植物の塩反応については、*Mesembryanthemum crystallinum*^{11,12,13,14)}、*Aster tripolium*²⁾、*Portulacaria afra*¹⁰⁾、*Peperomia obtusifolia*³⁾などの種類で、塩処理によって夜間のCO₂吸収や有機酸の蓄積などの現象から、CAM型光合成が誘導される反応が報告されている。但しその反応は、塩処理に伴って起きる水ストレスに対する適応反応であると考えられている。その点ではセダムについても水ストレスによってCAM型光合成が誘導される現象が確認されており^{5,6,7)}、塩処理によっても同様の現象が誘導されることが予想される。しかし、海水に近いような高濃度塩分による影響や地下部・地上部に受ける場合の反応については明らかではない。

そこで本研究では、数種のセダム類を用いて、その生育状態、塩分の濃度やその受け方の違い等による反応について把握することを目的に一連の実験を行った。

2. 実験内容和方法

まず①数種セダムの耐塩性の差異、②セダムの生育状態による耐塩性の差異について検討した。次に、より詳細に③塩分濃度、④塩分の施用方法の差異による被害状態や生育抑制の度合を比較検討した。

(1) 数種セダムの耐塩性の比較と生育状態による耐塩性の差異
供試植物はマルバマンネングサ (*Sedum makinoi*: 横浜市内

採取)、メキシコマンネングサ (*S. mexicanum*: 横浜市内採取)、タイトゴメ (*S. oryzifolium*: 横須賀市内採取)、ツルマンネングサ (*S. sarmentosum*: 横浜市内採取)とした。

各地で、いずれも1999年6月7日に採取したセダム各種のシュートを海水に漬け、その後の生存状況について調査した。実験に先立ち海水を横須賀市で採取し、明期(12H)/暗期(12H): 20/15℃の人工環境室内に設置した30cm水槽内に注ぎ、含有有機物類の腐敗を防ぐためにポンプで循環した。使用した海水は、水素イオン濃度8.2、塩素イオン17466mg/ℓ、ナトリウム9803mg/ℓであった。なお海水は約465mMのNaClを含むと言われている⁸⁾。

採取直後の各種のセダムのシュートを海水に漬け、1, 2, 3, 4, 5日後に、シュートを5個体ずつ海水から取り出し、生存確認を行った(以後この処理を海水処理という)。確認の方法は、同人工環境室内に設置した培土(湿润状態の黒ぼく土の下層土)上にシュートをのせ、発根や新葉の展開が認められれば生存していたとし、認められなかった場合には枯死とした。海水からの取り出しに際し、海水の水によるシュートの洗浄効果について検討するために、水道水を入れたビーカー内にシュートを沈めて5分間攪拌し、回復確認を行う区を設けた(以後これを洗浄区とよぶ)。

さらに耐塩性は生育状態によっても違いがあると考えられるので健全生育している苗と水ストレス苗との比較を行うために、採取直後の健全生育している苗とは別に採取後人工環境調節室(設定気温20/15℃, 設定湿度30~40%)に8週間置き、水ストレス状態にした苗についても同様に処理した。水ストレスの度合は、4種共に採取時に対して50%前後の生体重量となっており(図-1)、この段階の葉の水ポテンシャルは既往研究から⁴⁾約-1.0MPaであることが予想された。

なお、タイトゴメのみ海水処理後のシュート内のナトリウム濃度の計測を行った。

(2) 塩分濃度と施用方法の差異によるセダムの反応

供試植物には、メキシコマンネングサ、タイトゴメを用いた。実験区は、食塩水の濃度と水ポテンシャルの関係(図-2)を基に、食塩濃度で3.0%, 2.5%, 1.5%, 1.0%区の4水準とし、施用方法は(a)土壌灌注区(以下、灌注区)、(b)植物体散布区(以下、散布区)、(c)土壌灌注・植物体散布併用区(以下、併用区)の3施用区とした。また水ストレスのみの条件と比較するため、ポリエチレングリコール灌注区(5, 20, 40%区)も設定した。

*東京農工大学地域環境科学部

実験に先立ち、1998年6月20日に黒土を充填したNEUBAUER'S POTに供試植物2種を植付け養生した。実験は同年10月10日に開始し、降雨による影響を避けるために東京都世田谷区大学構内のガラス室内で翌年1月10日まで行った。実験期間中のガラス室内の気温条件は図-3に示した。実験期間中の土壌状態を明らかにするため、10月下旬、11月中旬、12月上旬の3回土壌中の水ポテンシャル(図-4)ならびに塩分濃度(図-5)の計測を行った。その結果、実験期間中に若干濃度の変動が見られたが概ね各段階の濃度に維持できた。

生育や被害の状態は実験終了時の生体重量、シュート数、葉内水ポテンシャルによって評価した。土壌ならびに葉の水ポテンシャルは、Dew Point Microvoltmeter-HR33T, C-52 Sample Chamber(米国WESCOR社製)を使用した。

3. 実験結果と考察

(1) 数種セダムの耐塩性の比較と生育状態による耐塩性の差異 (i) 生存日数からみた各種の耐塩性(表-1)

自生地から採取直後のマルバマンネングサ、メキシコマンネングサ、ツルマンネングサのシュートでは、既に1日間の海水処理でも回復は認められず枯死していたが、タイトゴメは3日間の海水処理でも回復した。水ストレス状態になるとマルバマンネングサ、メキシコマンネングサ、タイトゴメでは回復可能な海水処理日数が若干延長された。

さらに採取直後、あるいは水ストレスの苗共にいずれの種類も海水処理後、洗浄処理を加えると若干回復可能な日数が延長された。

なお、ツルマンネングサについては、水ストレスの苗のみ、海水処理後、洗浄処理することによって数日間は回復したが、葉部は欠落し茎部のみが生存し、後に葉が発生する現象が認められた。

(ii) タイトゴメの植物体内ナトリウム濃度について(図-6)
自生地より採取後のタイトゴメは、1.5mg/g(生体重量)のナトリウムを含有していた。海水処理後、日数経過に伴って含有率は上昇し、2日後には5mg/g、3~4日後には8mg/g前後まで上昇した。この3~4日間に回復不可能な苗が発生していた。水ストレス苗では、海水処理1~3日で9mg/g前後を示し、4~5日後に11mg/gとなり、この4~5日間に回復不可能な苗が発生していた。

(iii) 考察

いずれの種類も採取直後の苗よりも水ストレス状態であると海水処理後の回復可能性が増大した。水ストレス状態となったセダム類は、葉中の水ポテンシャルの低下が起こり、これが海水の葉中への浸入を軽減した可能性がある。

一方、採取直後の苗あるいは水ストレス状態の苗共に、洗浄処理

区では、海水処理後の回復可能性を増大した。これはナトリウムの浸入した葉中と水道水との間に大きく水ポテンシャルの勾配が生じ、葉中のナトリウムを希釈して被害を軽減した可能性もある。

実験で用いた4種類のセダム類では、タイトゴメが最も耐潮性に富み、ツルマンネングサが最も劣った。この違いは葉の形状にも起因すると考えられる。すなわち、タイトゴメは葉厚が厚く多汁度が高いのに対し、ツルマンネングサは葉が薄く塩分の影響を受けやすいことが考えられる。

なお本実験で供試した三浦半島産のタイトゴメは三倍体で不稔性である。自生地の海岸においては、風雨や高波によってちぎれたシュートが水ストレス状態となって軽量化となり、これがさらに風雨や波によって移動し、新しい土地で活着することは、本種の分布拡大のメカニズムとして有意義であると思われる。さらに新しい土地に流れ着き、降雨によって塩ストレスが緩和されるならば、若干の生存の可能性を広げる要因にもなると考えられる。

(2) 塩分濃度と施用方法の差異によるセダムの反応

(i) 生体重量とシュート数(表-2)

メキシコマンネングサでは、併用区の2.5~3.0%区では実験開始後直ちに被害が現れ枯死した。対照区における生体重量の増加比は55.0に対して、いずれの施用方法においても濃度が濃くなるほど生育が抑制され、濃度3%区では灌漑区と散布区では増加比3.0前後であった。しかし濃度1%区では施用方法による差が顕著であり、散布区の生体重量の増加比は27.0であるのに対し、灌漑区と併用区では6.0となり、ポリエチレングリコール灌漑区についても40~20%区で増加比7前後になっていた。同様にシュ-

図-2 塩分濃度・ポリエチレングリコール濃度と水ポテンシャルの関係

図-1 吸水停止後のセダムの生体重量の変化

図-3 実験期間中のガラス室内日平均気温の変化

図-4 食塩水灌注区、ポリエチレングリコール水溶液灌注区の実験期間中の土壌水分ポテンシャル

図-5 食塩水灌注区の実験期間中の土壌中塩分濃度

ト数についても対照区の増加比約2.0に対して、ポリエチレングリコール灌注区において40～20%で増加比2.0前後、散布区の2.5%、1.5%、1.0%区で増加比1.0～1.6、それ以外は全ての施用区で減少傾向にあり、生育の抑制が顕著であった。

タイトゴメでは生育状態に差が認められるものの、すべての施用区において生体重量とシュート数の増加が認められた。しかし施用方法による生育の抑制割合の差が顕著であり、対照区の生体重量の増加比が27.0であるのに対して、灌注区と併用区の2.5～3.0%区では増加比5.0前後、1.5～1.0%区では10.0前後となっていた。散布区では、対照区を上回る生育状態を示し、1.0%、1.5%、2.5%区の生体重量の増加比30.0前後、3.0%区では50.0となっていた。それに比較してポリエチレングリコール20%灌注区では増加比は9、40%灌注区では増加比は約3と生育が抑制された。シュート数についても同様の傾向が認められ、散布区では対照区よりも増加比が高かった。

(ii) 葉内の水ポテンシャル(表-3)

対照区の葉の水ポテンシャルは両種ともに-0.4MPa前後となったが、施用区ではいずれも低下し、特に灌注区では-1.0MPa前後に達していた。ポリエチレングリコール灌注区では、濃度による段階的な葉の水ポテンシャルの低下が認められたが、同水ポテンシャルに相当する食塩水灌注区に比較すると葉の水ポテンシャルの低下は少なかった。

図-6 採取直後と水ストレス状態のタイトゴメを用いた海水処理後の日数経過に伴う体内ナトリウム濃度

表-1 海水処理日数の違いによるセダムの生存数

草種	処理区分	経過日数									
		12h	1d	2d	3d	4d	5d	6d	7d	8d	9d
メキシコマンネングサ <i>S. makinoi</i>	採取直後の苗	S	—	0	0	0	0	—	—	—	—
		SW	—	4	0	0	0	—	—	—	—
		W	—	5	5	5	5	5	—	—	—
水ストレス苗		S	5	3	3	2	2	0	0	0	0
		SW	4	5	5	5	2	2	0	0	0
		W	5	5	5	5	—	5	—	5	—
メキシコマンネングサ <i>S. mexicanum</i>	採取直後の苗	S	—	0	0	0	0	—	—	—	—
		SW	—	3	0	0	0	—	—	—	—
		W	—	5	5	5	5	5	—	—	—
水ストレス苗		S	3	3	0	0	0	—	—	—	—
		SW	5	5	3	3	1	0	0	—	—
		W	5	5	5	5	—	5	—	5	—
タイトゴメ <i>S. oryzifolium</i>	採取直後の苗	S	—	5	5	4	0	0	0	—	—
		SW	—	5	5	5	3	0	0	—	—
		W	—	5	5	5	5	5	5	—	—
水ストレス苗		S	5	5	5	4	3	2	0	0	0
		SW	5	5	5	5	3	1	1	0	0
		W	5	5	5	5	—	5	—	5	—
ツルマンネングサ <i>S. sarmentosan</i>	採取直後の苗	S	—	0	0	0	0	0	—	—	—
		SW	—	0	0	0	0	0	—	—	—
		W	—	5	5	5	5	5	—	—	—
水ストレス苗		S	0	0	0	0	—	—	—	—	—
		SW	5*	5*	4*	2*	0	0	—	—	—
		W	5	5	5	5*	—	5*	—	5*	—

注) S: 海水処理区、SW: 海水処理+洗浄区、W: 水道水処理区
値は、5個体中の生存個体数。
*印は、茎部のみが生存し後の回復反応によって葉が生じたもの。

表-2 食塩水の濃度、施用方法の異なる条件下で生育した2種のセダムの生体重量とシュート数

草種	実験区	濃度	生体重量 (g)	シュート数
メキシコマンネングサ <i>Sedum mexicanum</i>	対照区	—	44.582 (55.45)	73.3 (2.02)
	土壌灌注	3.0%	2.081 (2.66)	7.3 (0.26)
		2.5%	3.118 (2.89)	12.3 (0.30)
		1.5%	3.464 (6.02)	16.3 (0.55)
		1.0%	6.596 (6.73)	34.6 (0.86)
	植物体散布	3.0%	2.944 (3.81)	8.3 (0.43)
	散布区	2.5%	7.099 (12.16)	22.6 (1.01)
		1.5%	13.765 (14.98)	41.3 (1.41)
		1.0%	23.470 (27.55)	59.0 (1.61)
	併用区	3.0%	0 (0)	0 (0)
タイトゴメ <i>Sedum oryzifolium</i>	土壌灌注	3.0%	0 (0)	0 (0)
	植物体散布	2.5%	0 (0)	0 (0)
	併用区	1.5%	1.630 (1.85)	6.0 (0.32)
		1.0%	3.339 (6.19)	6.3 (0.21)
	ポリエチレン・グリコール水溶液	40%	8.379 (6.83)	74.0 (1.70)
		20%	7.962 (8.33)	75.6 (2.32)
	灌注	5%	22.623 (44.98)	64.6 (2.23)
	対照区	—	11.795 (27.75)	53.6 (2.43)
	土壌灌注	3.0%	2.491 (5.67)	23.5 (1.81)
		2.5%	2.359 (5.02)	17.6 (1.32)
タイトゴメ <i>Sedum oryzifolium</i>	植物体散布	1.5%	3.802 (10.99)	30.0 (1.92)
		1.0%	6.815 (16.74)	59.6 (1.81)
	植物体散布	3.0%	16.064 (53.73)	59.0 (2.77)
	散布区	2.5%	13.758 (28.43)	60.6 (2.37)
		1.5%	18.895 (31.28)	77.6 (3.23)
		1.0%	16.602 (28.43)	70.6 (3.07)
	土壌灌注	3.0%	1.665 (3.60)	23.0 (1.17)
	植物体散布	2.5%	2.426 (6.68)	22.3 (1.17)
	併用区	1.5%	3.393 (7.87)	29.0 (1.75)
		1.0%	5.084 (13.21)	41.3 (2.70)
タイトゴメ <i>Sedum oryzifolium</i>	ポリエチレン・グリコール水溶液	40%	1.265 (2.83)	22.6 (1.70)
		20%	3.139 (9.40)	36.3 (1.70)
	灌注	5%	7.217 (19.61)	51.6 (2.42)

注) 値は実験終了時点の3反復の平均値である。括弧内の値は増加比を示す。
増加比=実験終了時の値/実験開始時の値

表－3 各処理区で生育したセダムの葉の水ポテンシャル (MPa)

処理区	濃度	メキシコマンネングサ	タイトゴメ
対照区	—	-0.42 de	-0.36 ef
土壌灌注	3.0%	—	-0.98 ab
	2.5%	—	-1.03 a
	1.5%	-0.99 a	-0.83 abc
	1.0%	-0.89 ab	-1.08 a
散布区	3.0%	-0.87 abc	-0.55 cde
	2.5%	-0.90 ab	-0.74 bcd
	1.5%	-0.74 bc	-0.60 cde
	1.0%	-0.64 cd	-0.47 def
ポリエチレン 灌注	40%	-0.91 ab	-0.67 cd
	20%	-0.68 bc	-0.57 cde
	05%	-0.29 e	-0.22 f

注) 異なるアルファベット間で5%水準で有意差のあることを示す

(Ⅲ) 考察

食塩水が土壌に灌注されることによる被害が著しく、海水濃度に近い2.5～3.0%濃度では、メキシコマンネングサの場合は枯死、タイトゴメの場合は生育が著しく抑制された。葉の水ポテンシャルについても、食塩水の施用区、特に灌注区で低下していた。ポリエチレングリコール40～20%水溶液の灌注区では、メキシコマンネングサの葉の水ポテンシャルは低下が認められ、タイトゴメも若干低下し、いずれの種類も水ストレスを受けていたと考えられる。しかし3%食塩水と40%ポリエチレングリコール水溶液とはほぼ同一の水ポテンシャルを示すにもかかわらず、タイトゴメの葉の水ポテンシャルは、食塩水3%区の方がより低い値を示した。つまり水ストレスに加えて、葉中に塩分が浸入したこと

による水ポテンシャルの低下であると言える。これらの結果は根からの塩分の吸収による害であり、本種においては根からの塩分吸収を回避するような機能は働いていないと考えられる。しかし茎葉に散布される場合には被害は少なく、タイトゴメの場合には無施用区を上回る生育を示した。つまり自生地の海岸の岩場に生育するタイトゴメは、降雨時以外は常に乾燥条件下におかれているため、根圏に塩分があったとしても吸収されることは少なく、また降雨時に吸水する時にはある程度希釈されていると考えられる。しかし地上部への塩分の影響は極めて少なく、その耐塩性は葉表皮の肥厚化やワックスの集積等の形態変化¹⁾によるところが大きいと考えられる。

4. 結論

セダム属数種の耐塩性について検討した結果、海岸を自生地とする多汁なタイトゴメが最も耐性に優れ、多汁でない内陸性のツルマンネングサは最も耐性に劣った。いずれの種類も健全に生育を営んでいる場合よりも水ストレス状態である方が耐塩性が増大することが明らかとなった。土壌中に食塩水が灌注されることによる被害が大きく、茎葉部に散布される場合には被害は認められなかった。特にタイトゴメでは食塩水が散布されるとむしろ生育が良好になったことから潮風にも極めて耐性を示すものと考えられるが、塩分の体内への浸入は影響が大きい。

よって臨海地等への導入にあたっては、根圏からの塩分の吸収をいかに回避するかが要点となる。

最後に本実験の実施にあたり、ご協力頂いた川口次代氏に深謝致します。

引用文献

1) E.V.Maas & R.H.Nieman (1978) : 'Physiology of plant tolerance to salinity', in "Crop Tolerance to Suboptimal Land Conditions", ASA Special Publication No.32

2) Ganzmann,R.J.,v. Willert,D.J. (1973) : Nachweis eines diurnalen Saurerhythmus beim Halophyten *Aster tripolium*. Naturwissenschaften 59,422-423

3) Hanscom,Z,Ting,I.P. (1978) : Responses of succulents to plant water stress. Plant Physiol.,61, 327-330

4) 飯島健太郎 (1995) : 乾燥条件下におかれた場合の *Sedum* 属の水ストレス反応について : ランドスケープ研究 58(5), 69-72

5) 飯島健太郎・近藤三雄 (1996) : メキシコマ

ネングサの光合成型ならびに生育に及ぼす土壌水分と気温の影響 : 東京農大農学集報 41(3), 156-163

6) 飯島健太郎・近藤三雄 (1998) : 乾燥条件下におけるメキシコマンネングサの光合成反応と気温、照度との関係 : 東京農大農学集報 42(4), 274-286

7) Kluge, M. (1977) : Is *Sedum acre* a CAM Plant?, Oecologia, 29, 77-83

8) 間藤徹 (1997) : 植物の耐塩性のメカニズム : 植物の化学調節 32(2), 198-206

9) 但野利秋 (1981) : 作物の耐塩性とその機構 : 化学と生物 21(7), 439-445

10) Ting,I.P.,Hanscom,Z. (1977) : Induction of acid metabolism in *Portulacaria afra*. Plant Physiol.59, 511-514

11) Treichel,S. (1975) : The effect of NaCl on the concentration of proline in different halophytes. Z.Pflanzenphysiol.76,56-68

12) Treichel,S.,Bauer,P. (1974) : Unterschiedliche NaCl-Abhängigkeit des tagesperiodischen CO₂ - Gaswechsels bei einigen halisch wachsenden Pflanzen. Oecologia 17, 87-95

13) Winter,K. (1973) : CO₂ Fixierungsreaktionen bei der Salzpflanze *Mesembryanthemum crystallinum* unter varierten Außenbedingungen. Planta 114, 74-85

14) Winter,K.,v.Willert,D.J. (1972) : NaCl-induzierter Crassulaceensäurestoffwechsel bei *Mesembryanthemum crystallinum*. Z.Pflanzenphysiol.67, 166-170

Summary : The purpose of this study is to investigate the salt resistance of *Sedum* in order to determine if *Sedum* can be planted on seaside area.

- (1) Salt tolerance was compared among 4 different *Sedums* (*S. makinoi*, *S. mexicanum*, *S. oryzifolium* and *S. sarmentosum*), that the shoot were soaked in seawater. In conclusion, *S. sarmentosum*, *S. mexicanum* and *S. makinoi* were sensitive to NaCl, whereas *S. oryzifolium* was considered most tolerant. Injury symptoms appearing on shoot were severest as Na content in shoot increased. And the shoot of salt tolerance was considerable in the water stress as compared with watering.
- (2) On the other hand, the growth response of *Sedums* (*S. mexicanum*, *S. oryzifolium*) under combination of NaCl concentration (0, 1.0, 1.5, 2.5 and 3.0%) and treatment (watering and misting) was examined. The study evaluated the growth condition of the species using the fresh weight of the plant, number of shoot, and leaf water potentials. Injury symptoms appearing on shoot were watered with 2.5～3.0% NaCl concentration were severest that *S. mexicanum* withered and growth of *S. oryzifolium* is less vigorous. These results way suggest that *Sedum* could not maintain a salt concentration at a lower level by a suppressive function to salt uptake through the root. However, the shoot of salt tolerance was considerable when it was misted with the nutrient solution of NaCl.