乾燥ストレスに対するサリュウとハンリュウの生理生態的反応

山本牧子¹⁾・玉井重信¹⁾・山中典和¹⁾

1) 鳥取大学乾燥地研究センター Arid Land Research Center, Tottori Univ.

摘要: 中国内蒙古自治区の毛烏素沙地における主要な緑化樹種であるサリュウ (*Salix psammophila* C. Wang et Ch.Y. Yang) とハンリュウ (*S. matsudana* Koidz.) の挿し木苗を用い、両樹種の乾燥ストレスに対する生理生態的反応を調べることを目的として、乾燥処理条件下での成長量、光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンス、及び葉の水ポテンシャルの変化を測定した。サリュウは乾燥ストレスに対して、気孔コンダクタンスを低下させ、蒸散を抑制することで葉の水ポテンシャルを高い値で維持するなど、葉の脱水を延期する特性に優れる樹種であると考えられた。ハンリュウにおいても、乾燥処理による気孔コンダクタンスの低下とそれに伴う蒸散抑制が示されたが、その反応はサリュウより小さく、乾燥条件下でも多くの水を消費する樹種であると考えられた。また、成長量は両樹種ともに減少した。しかしながら、気孔閉鎖による光合成の抑制が少なかったハンリュウでは、サリュウと比較して成長量の減少が小さかった。

キーワード: サリュウ, ハンリュウ, 乾燥ストレス, 気孔コンダクタンス, 光合成速度, 葉の水ポテンシャル

YAMAMOTO, Makiko, TAMAI, Shigenobu, and YAMANAKA, Norikazu: **Ecophysiological responses to drought stress in *Salix psammophila* C. Wang et Ch.Y. Yang and *Salix matsudana* Koidz.**

Abstract: Ecophysiological responses to drought stress were investigated in cuttings of two *Salix* species, *Salix psammophila* C. Wang et Ch.Y. Yang and *S. matsudana* Koidz., which is used for afforestation in the Mu-us sandy land of Inner Mongolia, China. In this study, photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance and leaf water potential were measured using 3-month-old cuttings of both species grown under drought (-0.005 MPa in soil water potential) and control (well-watered) conditions. Under the drought stress treatment, *S. psammophila* showed decreases in transpiration rate through stomatal closure and maintained high value of leaf water potential, suggesting a high ability of dehydration postponement. *S. matsudana* also exhibited control of transpiration rate as a result of decreases in stomatal conductance during the drought treatment period, but these responses were less than *S. psammophila*. It was suggested that *S. matsudana* consumed more water under drought condition. Photosynthesis and growth of both species decreased as a result of drought stress. However, these decreases were less in *S. matsudana* than in *S. psammophila*.

Key words: *Salix psammophila*, *Salix matsudana*, Drought stress, Stomatal conductance, Photosynthetic rate, Leaf water potential

1. はじめに

近年、中国内蒙古自治区の毛烏素沙地ではサリュウ (*Salix psammophila* C. Wang et Ch.Y. Yang) やハンリュウ (*S. matsudana* Koidz.) を用いた緑化が行われてきた^{4,10,11,15-17,20,21)}。これらはこの地での重要な緑化樹種として知られ、地下水位が高く湿潤な砂丘下部から乾燥した上部まで幅広く植栽されている^{2-5,8,15-17,20)}。しかし、その自生地は比較的湿潤な環境条件下であるとされ^{10,11,15-17,21)}、乾燥の厳しい砂丘上部では乾燥ストレスによる生育阻害や枯死が発生しているという報告もある²⁻⁹⁾。

一般的に、乾燥地における植物の生育阻害を引き起こす原因の一つに、土壌の水分欠乏による乾燥ストレスが挙げられる。それに対して、植物は気孔を閉鎖し蒸散を抑制するなど、水分の損失を防ぐことで水ポテンシャルの低下を緩和することが知られる^{6-9,12-14,18-20)}。しかしながら、この気孔閉鎖

は二酸化炭素の取り込みも制限し、光合成の抑制を引き起こす^{9,12-14,18-20)}。

乾燥地域の緑化に用いる植栽樹種の選択をするにあたって、その樹種の生理生態的特性の情報は重要となる。これまでもサリュウやハンリュウでは、地下水位の深浅など、異なる生育立地における各々の生理特性や形態の変化、生育状況が調べられてきた²⁻⁹⁾。しかし、両樹種の生理生態的特性の検討は十分でなく、これらの乾燥への対応に関する知見も少ない。そこで本実験では、サリュウとハンリュウの挿し木苗を土壌乾燥条件下で生育させ、成長量とともに光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンス、及び葉の水ポテンシャルを測定した。それによって、サリュウとハンリュウがどのように乾燥に対応しているのかを明らかにし、両樹種の生理生態学的特性を検討することを目的とした。

2. 実験材料

実験には 1/5,000 ワグナーポットに植栽したサリュウとハンリュウの当年生挿し木苗を用いた。これらサリュウとハンリュウの挿し木苗の挿し穂は、中国内モン古原産で鳥取大学乾燥地研究センター内に植栽されている個体から、2004 年 3 月上旬に採取した。挿し穂は採取後直ちに鹿沼土に挿し付け、乾燥地研究センター内の大型ガラス室で育苗した。挿し穂の長さは 15 cm で、挿し付けは地下部が 10 cm、地上部が 5 cm になるように行った。

3. 実験方法

3.1 植栽方法

サリュウとハンリュウの挿し木苗を同年 5 月上旬に 1/5,000 ワグナーポットに 1 本ずつ移植し、処理開始まで同ガラス室で育成した。土壌はセンター内の砂丘砂とパーミキュライトを 4:1 (v:v) で混合したものをを用いた。植栽本数は両樹種とも 20 本である。移植時からストレス処理開始前までに 2 回、液肥ハイポネックス (1,000 倍希釈) を各ポットに 500 mL ずつ施肥した。灌水は毎日十分に行った。また、実験を行った同ガラス室の気温をサーモレコーダー RS-10 (ダバイ エスペック株式会社) を用いて測定した。その日平均気温と日最高気温を図-1 に示す。

3.2 乾燥処理

処理区として、毎日十分な灌水を継続する対照区と重量法によって乾燥を与える乾燥区を設けた。両樹種とも乾燥処理開始前に挿し木苗の最長当年枝の長さや地際直径を測定し、

図-1 ガラス室の日平均気温と日最高気温

Fig. 1 Daily mean and maximum air temperature in the glasshouse.

表-1 処理開始前の苗木のサイズ (平均値 ± 標準誤差)

Table 1 Size of cuttings before treatment (mean ± SE).

Species Treatment	<i>Salix psammophila</i>		<i>Salix matsudana</i>	
	control	drought stress	control	drought stress
Top shoot length(cm)	9.65 ± 1.04 a	9.64 ± 0.95 a	13.90 ± 1.48 a	13.92 ± 1.36 a
Diameter at base(mm)	3.43 ± 0.26 a	3.47 ± 0.23 a	3.68 ± 0.21 a	3.80 ± 0.21 a

同様のアルファベットは処理区間で t-検定を行い $p < 0.05$ で有意差が無いことを示す。

Data with same letters are not significantly different among treatments (t-test, $p < 0.05$).

各処理区 10 個体ずつに分けた。その挿し木苗のサイズを表-1 に示す。

乾燥区における処理は 2004 年 6 月 5 日から開始し、土壌の水ポテンシャルが灌水後に -0.005 MPa (pF 1.7) になるように設定した。処理開始から毎日、乾燥区の全てのポットにおいて植物体を含めたその全重量を測定し、蒸発散によって失われた水分を灌水することで土壌水分を調節した。その乾燥区における灌水を行う前の土壌の水ポテンシャルの変化を図-2 に示す。また、対照区においては重量法による水分の調節を行っていない。しかし、灌水は毎日十分に行い、常にポット下部からの排水を確認した。さらに、処理期間中の 6 月中旬から 7 月にかけての晴天時に、対照区の代表的な 10 個のポットを選び、その灌水前の全重量を測定した。その値から求めた灌水前の土壌の水ポテンシャルは、測定を行った全ポットで 24 時間容水量である -0.004 MPa 以上 (pF 1.6 以下) を示していた。

3.3 測定項目

挿し木苗の伸長成長量として、5 月 16 日から 8 月 9 日まで 2 週間毎に挿し穂から出た最長当年枝の長さを測定した。また、現存量を求めるために 8 月 11 日と 12 日に堀取りを行い、送風定温恒温器 DN 810-DN 83 (ヤマト科学株式会社) を用いて 80 °C で 48 時間乾燥後、植物体の乾燥重量を測定した。

乾燥処理開始前の 6 月 1 日から実験終了前の 8 月 6 日まで、雨天を避け、およそ 3 日から 10 日毎に、葉の夜明け前と日中の水ポテンシャルの経時変化をプレッシャーチェンバー (大起理化社製 DIK-PC-40) を用いて測定した。夜明け前のポテンシャルは葉の水分状態が回復した後の AM 1:00~2:00 に、日中のポテンシャルは同日の AM 10:00~11:00 に測定を行った。葉の水ポテンシャルの測定と同日に、光飽和時の光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスを AM 8:00~10:00 の間に光合成蒸散測定装置 (ライカ社製 LI-6400) を用いて測定した。光量は光合成蒸散測定装置の付属光源を用いて $1,600 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ に設定した。さらに、良く晴れた 8 月 9 日を選び、自然条件下での光合成速

図-2 乾燥区における灌水前の土壌の水ポテンシャル

Fig. 2 Soil water potential before watering in drought stress treatment.

図-3 最長当年枝の積算伸長成長量の経時変化
図中の縦線は標準誤差を、矢印は乾燥処理開始を示す。
Fig. 3 Changes in growth of top shoot. Vertical bars indicate SE and arrows show the beginning of drought treatment.

図-4 実験終了時の総現存量
図中の縦線は標準誤差を、*は処理区間でt検定を行い $p < 0.05$ で有意差があることを示す。
Fig. 4 Total biomass at the end of experiment. Vertical bars indicate SE. *represents significant difference between treatments (t-test, $p < 0.05$).

図-5 光合成速度 (a, b), 蒸散速度 (c, d), 気孔コンダクタンス (e, f) の経時変化
図中の縦線は標準誤差を示す。

Fig. 5 Changes in photosynthetic rate (a, b), transpiration rate (c, d), and stomatal conductance (e, f). Vertical bars indicate SE.

図-6 葉の夜明け前水ポテンシャル (a, b) と葉の日中の水ポテンシャル (c, d) の経時変化
図中の縦線は標準誤差を示す。

Fig. 6 Changes in predawn leaf water potential (a, b) and midday leaf water potential (c, d). Vertical bars indicate SE.

度、蒸散速度、気孔コンダクタンスの日変化を光合成蒸散測定装置を用いて測定した。同日の環境条件として、温湿度はサーモレコーダー RS-10 を用いて記録し、光量子束密度と飽差の測定は光合成蒸散測定装置を用いて行った。これらの測定には当年枝上部の完全に展開した葉を用い、繰り返しは 5 個体とした。

4. 結 果

4.1 伸長成長量と総現存量

図-3 に最長当年枝の積算伸長成長量を、図-4 に総現存量を示す。最長当年枝の伸長成長量では、サリュウとハンリュウともに、乾燥処理開始 2 週間後の 6 月下旬から処理区間で差が現れ、実験終了時における乾燥区の値は対照区と比較して 20 cm 以上小さくなった (t -検定, $p < 0.05$)。総現存量においても対照区より乾燥区の個体で有意な減少が認められた。また、対照区の総現存量を 100% とすると、乾燥区はサリュウ、ハンリュウ各々で 55%, 70% となり、サリュウよりハンリュウで現存量の減少が小さかった。

4.2 生理特性の経時変化

図-5 に光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスの経時変化を示す。サリュウとハンリュウともに、乾燥区的光合成速度が、処理開始 9 日後の 6 月 14 日から対照区と比較し

て有意に低下していた (t -検定, $p < 0.05$)。蒸散速度、気孔コンダクタンスにおいても光合成速度と同様、処理開始 9 日後から両樹種の乾燥区が対照区より低い値を示し (t -検定, $p < 0.05$)、実験終了までその傾向が続いた。

図-6 に夜明け前と日中の葉の水ポテンシャルの経時変化を示す。サリュウの夜明け前水ポテンシャルは、処理を開始した直後から対照区と比べて乾燥区で低い傾向を示していた。反対に、日中の水ポテンシャルは乾燥区で対照区より高くなり、7 月以降さらにその差は明らかになった (t -検定, $p < 0.05$)。ハンリュウの夜明け前水ポテンシャルは、処理開始直後は乾燥区で対照区より低下していたが、その後は処理区間に差は認められなくなった (t -検定, $p < 0.05$)。日中の水ポテンシャルにおいては、サリュウと同様に対照区と比べて乾燥区の値が高くなる傾向が見られるものの、その差はわずかだった。

4.3 生理特性の日変化

図-7 に 8 月 9 日の温湿度、光量子束密度、及び飽差を示す。また、同日に測定した葉の水ポテンシャル、光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスの日変化を図-8 に示す。

サリュウの光合成速度は、対照区で午前中の 9 時にピークを持つ一山型の変化を示した。乾燥区では、午前中に一度上昇し、日中に $0 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ まで低下した後、午後 2 度

図-7 ガラス室の温湿度 (a), 光量子束密度 (PPFD) (b), 及び飽差 (VPD) (c) の日変化 (2004. 8. 9)

Fig. 7 Diurnal changes in temperature and humidity (a), photosynthetic photon flux density (PPFD) (b) and vapor pressure deficit (VPD) (c) (2004. 8. 9).

目のピークが現れる二山形の傾向を示していた。蒸散速度と気孔コンダクタンスにおいても、乾燥区では一日を通して低い値となった。一方で、ハンリュウの乾燥区では、光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスともに対照区と比べて低い値であったが、その著しい低下は認められなかった。

また、サリュウの乾燥区における葉の水ポテンシャルは日中でも高い状態に保たれ、その低下は対照区と比べて有意に小さかった (t -検定, $p < 0.05$)。それに対して、ハンリュウでは葉の水ポテンシャルの日変化に処理区間の明確な差は現れなかった。

5. 考 察

伸長成長量と総現存量は、サリュウ、ハンリュウともに対照区より乾燥区の個体の有意な減少が認められ (図-3, 4), 乾燥処理によって成長が大幅に制限されていた。また、現存量の減少は、サリュウよりハンリュウの方で少ないという結果が示された。従って、現存量に対する乾燥処理の影響は、ハンリュウよりサリュウで大きく現れていたと考えられた。

植物の成長には、その光合成活性が大きく影響を及ぼしている^{14, 18, 20}。本実験においても、成長量が減少した乾燥区の光合成速度は、サリュウとハンリュウともに処理期間を通して有意に低下していた (図-5)。また、日変化でも乾燥処理による光合成速度の低下が示されたが、そこではサリュウとハンリュウに異なる日変化のパターンが現れていた (図-8)。サリュウの乾燥区では、光合成速度が午前中に一度増加した後、日中には約 $0 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ まで低下するなど (図-8)、乾燥ストレスの影響を大きく受けていた。これまでに、乾燥条件下で生育させたサリュウにおいて、日中の一時的な光合成の低下が示されている¹⁹。それに対して、ハンリュウの乾燥区における光合成速度は対照区と同様のパターンを示し、その低下はサリュウと比較して少なかった (図-8)。渥美ら¹⁾の実験においても、乾燥処理がハンリュウの光合成速度に与えた影響は少なかった。このことから、乾燥条件下における光合成の維持は、サリュウよりハンリュウの方が有利であると考えられた。また、このことがハンリュウの乾燥区における現存量の減少が抑えられていた一つの要因であったと推察される。

その光合成が減少する主な要因の一つに、気孔閉鎖による CO_2 の取り込みの制限があるとされ^{14, 18, 20}、これまでに、気孔コンダクタンスの低下に対する光合成の抑制が示唆されている^{9, 12-14, 18, 20}。本実験の乾燥区においても、経時変化や日変化ともに、気孔コンダクタンスの低下に伴って光合成速度が抑えられる傾向が両樹種で示された (図-5, 8)。

しかしながら、このような気孔コンダクタンスの低下は、光合成の減少を招く一方で、蒸散を抑制することで樹体内の水欠乏を防ぎ、脱水を延期する乾燥耐性の一つでもある^{14, 18, 20}。本実験のサリュウとハンリュウにおいても、処理期間を通して乾燥区での蒸散速度の減少が示されていた (図-5)。そして、乾燥区における日中の葉の水ポテンシャルは対照区より高い値で維持されていた (図-6, 8)。毛烏素沙地に生育するハンリュウの水分動態についての報告でも、異なる土壌水分条件下において、蒸散抑制をすることで葉の水ポテンシャルを安定的に維持していることが示唆されている⁷⁾。このことから、サリュウ、ハンリュウともに、乾燥に対して気孔閉鎖による蒸散抑制を行い、樹体内の水分欠乏を防ぐ樹種であると考えられた。

さらに、8月9日の日変化においては、サリュウは一日を通して気孔コンダクタンスや蒸散速度の低下が示され、水ポテンシャルも常に高い状態に保たれていた (図-8)。一方で、ハンリュウでは日変化の処理区間の差が小さかった (図-8)。このことから、ハンリュウと比較して、サリュウの方が乾燥ストレスに対して素早く気孔を閉鎖し蒸散を抑制するなど、樹体内の水分欠乏を延期する特性により優れている樹種であると考えられた。

6. ま と め

本実験におけるサリュウは、土壌の乾燥に対して光合成が抑制されるなど、成長の低下や現存量の減少がハンリュウと

図8 光合成速度 (a, b), 蒸散速度 (c, d), 気孔コンダクタンス (e, f), 及び葉の水ポテンシャル (g, h) の日変化 (2004. 8. 9) 図中の縦線は標準誤差を示す。

Fig. 8 Diurnal changes in photosynthetic rate (a, b), transpiration rate (c, d), stomatal conductance (e, f) and leaf water potential (g, h) (2004. 8. 9). Vertical bars indicate SE.

比較して大きかった。このことから、サリュウの乾燥条件下における成長はハンリュウより不利であると考えられた。毛烏素沙地における調査でも、乾燥した砂丘の斜面上部に生育するサリュウの個体は下部のものより成長が抑制されていた^{2,3)}。しかしながら、サリュウでは気孔閉鎖に伴う蒸散抑制を行うことで、葉の水ポテンシャルを高い状態で維持する反応が顕著に示され、ハンリュウと比較して、樹体内の水分欠乏を回避するのに有利な特性を持つ樹種であることが推察された。

ハンリュウにおいても乾燥処理によって気孔を閉鎖し蒸散を抑制することが示されたが、その反応はサリュウより小さく、サリュウと比較して乾燥条件下でも多くの水を消費する樹種であると考えられた。ハンリュウについては、地下水位との距離が遠い場所に植栽されている個体に、乾燥ストレスによる先枯れや枯死が発生しているという報告がある^{4,5)}。乾燥に対する蒸散の抑制が少なかったハンリュウにおいては、厳しい水分欠乏条件下で早期に樹体内水ポテンシャルの低下を招くことが予想される。そのために、先枯れなどの傷害が発生しているのではないかと推察された。一方で、乾燥処理による光合成速度の低下は少なく、現存量の減少もサリュウより低く抑えられていた。これらのことから、植物体の枯死など、傷害が発生しない程度の乾燥ストレス条件下における生育は、ハンリュウの方がサリュウと比較して有利であると考えられた。

謝辞：本研究を行うにあたり、島根大学の片桐成夫教授、並びに鳥取大学の山本福壽教授には様々な助言を頂いた。また、鳥取大学乾燥地研究センター緑化草地研究室の皆さんには実験に協力して頂いた。ここに申し上げます。

引用文献

- 1) 渥美裕子・山本福壽・玉井重信・山中典和 (2001) 異なる水分条件下におけるヤナギ属 3 種の生理生態的反応, 日本緑化工学会誌, 27(1) 102-107.
- 2) 藤原優里・吉田 玲・山中典和・王 林和・吉川 賢・山本福壽 (2000) 中国内蒙古自治区毛烏素沙地の砂丘斜面に植栽されたサリュウ (*Salix psammophila*) の成育状況, 日本緑化工学会誌, 25(4) 431-436.
- 3) 石井義朗・季 玉霊・斯 慶図・坂本圭児・王 林和・吉川 賢 (2003) 毛烏素沙地に生育する 5 種類の植物のフェノロジーについて, 日本緑化工学会誌, 29(1): 85-90.
- 4) 小橋澄治 (1987) 中国内蒙古自治区毛烏素沙地の緑化研究について, 緑化工技術, 13(1) 13-18.
- 5) 小林達明・増田拓朗・小橋澄治 (1989) モウソ砂地におけるハンリュウの大枝じかざし造林の立地と生育の関係, 日本緑化工, 15(2) 1-8.
- 6) 小林達明・小橋澄治・増田拓朗・吉川 賢 (1993) ハンリュウ (*Salix mastudana*) の葉面コンダクタンス変化の説明要因, 日本林学会誌, 75(2) 79-87.
- 7) 小林達明・吉川 賢・増田拓朗・小橋澄治 (1993) 土壌水分条件の異なる立地に生育するハンリュウ (*Salix mastudana*) の水分動態の比較解析, 日本林学会誌, 75(3) 165-175.
- 8) 大手信人・鈴木雅一・小橋澄治 (1990) 中国, 内蒙古自治区毛烏素沙地における旱柳 (*Salix mastudana* Koidz.) の生育形態に及ぼす土壌水分条件の影響 (I), 日本緑化工学会誌, 15(4) 20-30.
- 9) 松尾奈緒子・大手信人・木庭啓介・小杉緑子・壁谷直記・張 国盛・王 林和・吉川 賢 (2001) 中国内蒙古毛烏素沙地に生育する植物の水利用効率の考察 炭素安定同位体比を用いた解析, 日本緑化工学会誌, 27(1) 68-73.
- 10) 内蒙古森林編纂委員会 (1989) 内蒙古森林, 中国林業出版社, 222-224, 263-265.
- 11) 内蒙古植物志編纂委員会 (1990) 内蒙古植物志 第2巻, 内蒙古人民出版社, 48-49, 74.
- 12) Ngugi, M.R., Doley, D., Hunt, M.A., Ryan, P. and Dart, P. (2004) Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* seedlings. Trees. 18: 381-389.
- 13) Sun, O.J., Sweet G.B., Whitehead, D. and Buchan, G.D. (1995) Physiological responses to water stress and waterlogging in *Nothofagus* species. Tree Physiology. 15: 629-638.
- 14) 種生物学会編 (2003) 光と水と植物のかたち 植物生理生態学入門, 文一総合出版, pp. 319.
- 15) 徳岡正三 (1993) 中国の乾燥地緑化に用いられる植物 「治沙造林学」第9章から, 京都府立大学農学部演習林報告別, 37: 43-62.
- 16) 徳岡正三 (1994) 中国の乾燥地緑化に用いられる植物 (補遺) 「中国沙漠植物志」から, 京都府立大学農学部演習林報告, 38: 113-150.
- 17) 徳岡正三 (1995) 中国の砂漠・沙地の木本植物 (I) マツ科, ヒノキ科, マオウ科, ヤナギ科, クルミ科, ニレ科, クワ科, タデ科, 京都府立大学農学部演習林報告, 39: 67-103.
- 18) Turner, N.C. and Begg, J.E. (1981) Plant-water relations and adaptation to stress. Plant and Soil. 58: 97-131.
- 19) Xiao, C.W., Zhou, G.S., Zhang, J.Z., and Wu, G. (2005) Responses of dominant desert species *Artemisia ordosica* and *Salix psammophila* to water stress. Photosynthetica. 43(3): 467-471.
- 20) 吉川 賢・山中典和・大手信人 (2004) 乾燥地の自然と緑化 砂漠化地域の生態系修復に向けて, 共立出版, 56-67.
- 21) 中国樹木志編纂委員会 (1985) 中国樹木志 第2巻, 中国林業出版社, 2045-2047, 2108.

(2006.9.29 受理)