慢性的な水ストレス下での臭柏の生育経過

温 国勝¹・岡子美和子²・坂本圭児³・王 林和⁴・吉川 賢³

Study on Growth of *Sabina vulgaris* under Long Term Water Stress

WEN, Guo Sheng¹, ZUSHI, Miwako², SAKAMOTO, Keiji³, WANG, Lin He⁴
and YOSHIKAWA, Ken³

要 目

中国内蒙古自治区毛烏素沙地に自生する臭柏 (*Sabina vulgaris*) の耐乾性を明らかにすることを目的として、3年間実験室で礫耕栽培によって苗木に水ストレスを加えて生育させた。培養液にポリエチレングリコールを加えて浸透圧を調整することで3段階の水ストレス（対照，弱，強）を与えた。伸長成長は6月から7月の高温期に一時停止した。その停止期間は水ストレスが強いほど長くなる傾向があった。各処理区16個体のうち対照区はすべての個体が3年間生存したが、2つのストレス区はともに1年目に25%が枯死し、強ストレス区は2年目にさらに25%の個体が枯死した。慢性的な水ストレスに対する適応には比較的時間を要し、その間に成長の停止や枯死が起こった。生存個体や枯死個体の形状やサイズについて論議した。

1. はじめに

植物は体内の水が減ってくると代謝や物質の移動、さらには成長などに影響を受ける。特に乾燥した環境に生育する植物ではそうした水ストレスを受ける機会が多く、植物の生存に対する大きな制限要因となっている。そのため、蒸散を制限して水分消失をできるだけ少なくしたり、根の吸水力を高めて水分の獲得と供給を確保したり、あるいは代謝機能

キーワード：慢性の水ストレス，臭柏，ポリエチレングリコール

Key words : Long term water stress, *Sabina vulgaris*, Polyethylene glycol

¹ 岡山大学大学院自然科学研究科
Grad. Sch. of Natural Sci. and Technol., Okayama
Univ.

² 香川県庁
Kagawa Prefecture

³ 岡山大学農学部
Fac. of Agric., Okayama Univ.

⁴ 内蒙古農業大学
Inner Mongolia Univ. of Agric.

が障害を受ける含水率をできるだけ低く下げるといった方法で、植物は一時的な水不足だけでなく、慢性的な水ストレスに適応している (LARCHER, 1995; 酒井, 1995)。特に、砂漠化の進んだ土地で樹木を植栽して緑化を進めようとするような場合、植栽地がどのような水不足の状態にあるのかということについての解析 (RUNDEL and JARRELL, 1989) と同時に、樹木自身がこういった耐乾性を持っているのかを知っている必要がある (FITTER and HAY, 1981)。しかし、半乾燥地の水分状態やそこに生育する樹木の耐乾性についてはまだ十分に解明が進んでいるとは言えない。

本研究は、砂漠化が進行し、流砂固定と緑化が急がれている中国内蒙古自治区のオルドス高原（毛烏素沙地）（治沙造林学編委会，1981；北京大学地理系ら，1983）に自生する臭柏（*Sabina vulgaris*）（王ら，1983；徳岡，1995）を，慢性的水ストレス条件下で3年間にわたって生育させ，その生育経過から耐乾性樹木の水ストレス耐性に関する生理・生態的特性を調べた。

2. 実験材料と方法

2.1 供試木と礫耕栽培装置

苗木は中国内モンゴル学院（呼和浩特市）のキャンパス内に生育する10年生の臭柏から2～3年生の枝を採取し、1994年6月に岡山大学農学部構内のガラス室内で挿し木を行った。6月から9月までの日中の平均気温は $31.5 \pm 6.0^{\circ}\text{C}$ （平均±標準偏差，以下同様），湿度は $49.3 \pm 20.0\%$ で，夜間はそれぞれ $24.7 \pm 3.2^{\circ}\text{C}$ ， $75.1 \pm 13.0\%$ であった。発根した48個体を，図1に示す礫耕栽培装置（MORIMOTO and YOSHIKAWA, 1998）へ1994年10月18日に植栽した。植栽した苗木のサイズは表1に示す。装置内では30分に1回ずつ80 lのHogland培養液を5分間循環させた。

2.2 ストレス処理と測定

1995年3月1日から培養液にポリエチレングリコール（PEG，分子量6,000）を加え，浸透ポテンシャルを -0.02 MPa （対照区）， -0.10 MPa （弱ストレス区）， -0.34 MPa （強ストレス区）の3段階に

調節した。それぞれの値をpF値に換算すると，対照区は2.3，弱ストレス区は3.0，強ストレス区は3.5であった。毛烏素沙地で臭柏が生育している砂丘のpF値は2.8～3.8であり（増田ら，1988），弱ストレス区と強ストレス区は毛烏素沙地の砂丘上とはほぼ同じ状態であった。

分子量の小さなPEGの場合，植物に吸収されたり（JANES, 1974; JACOMINI *et al.*, 1987），葉（WEST *et al.*, 1980）や細根（JACKSON, 1962）の生長に影響があるという報告もあるが，多くの研究では（MEXAL *et al.*, 1975; KRIZEK, 1985）それらの影響はごく弱いものであり，土壤水分そのものを調節するよりも正確な水ストレスを与えることができるとして，培養液の浸透圧を安定に調節するためにPEGは利用されてきている。ZWIAZEK and BLAKE (1989, 1990 a, 1990 b) は分子量3,350のPEGによってblackspruceの浸透ストレス耐性についての研究を行っている。本実験では分子量6,000のものをを用いたので，PEGによる生育阻害は少ないものと考えられる。

図1 礫耕栽培装置

Fig. 1 Water cultivation system

図2 培養液交換後の浸透ポテンシャルの変化

●：対照区，○：弱ストレス区，×：強ストレス区

Fig. 2 Changes in osmotic potential of culture solution after renewal

●：control，○：light stress，×：strong stress

表1 植栽した苗木の本数，苗高，地際直径

Table 1 Sizes of planted cuttings

	Number of cuttings	Height (cm) Average±SE	Basal diameter (mm) Average±SE
Control	16	15.4 ± 0.6 a	2.33 ± 0.08 a
Light stress	16	15.0 ± 0.7 a	2.24 ± 0.08 a
Strong stress	16	15.2 ± 0.6 a	2.36 ± 0.04 a

Figures with the same letters are not significantly different among treatments at the 0.05 significance level by ANOVA.

表 2 苗高と地際直径の1年間の生長量

Table 2 Annual increments of height and basal diameter

Treatment	Average $\pm$ SE		
	1995	1996	1997
Height increment (cm/yr)			
Control	24.1 $\pm$ 2.1 a	22.6 $\pm$ 4.4 a	16.8 $\pm$ 2.2 a
Light stress	13.7 $\pm$ 2.9 b	11.1 $\pm$ 2.6 ab	10.2 $\pm$ 1.8 a
Strong stress	16.0 $\pm$ 3.3 ab	6.8 $\pm$ 1.4 b	15.1 $\pm$ 2.1 a
Diameter increment (cm/yr)			
Control	2.31 $\pm$ 0.19 a	2.97 $\pm$ 0.43 a	1.41 $\pm$ 0.11 a
Light stress	1.13 $\pm$ 0.17 b	1.12 $\pm$ 0.25 b	1.04 $\pm$ 0.20 a
Strong stress	1.70 $\pm$ 0.19 ab	0.99 $\pm$ 0.23 b	0.94 $\pm$ 0.19 a

Figures with the same letters are not significantly different among treatments (Scheffé, $p < 0.05$).

培養液は6週間ごとに更新し、蒸発や養分吸収による組成変化の影響を除いた。図2に培養液の交換直後から次の交換までの浸透ポテンシャルの変化を示す。最も変化の大きかった強ストレス区では培養液を交換した直後は -0.24 MPaであったものが、6週間後には -0.45 MPaまで減少した。

各個体の苗高は7~10日ごとに測定し、地際直径は成長期の前後(3月, 10月)で測定した。

3. 結果

3.1 伸長成長量

表2に各処理区の苗木の1年間の伸長成長量(平均値 $\pm$ 標準誤差)を示す。処理1年目と2年目は処理間に有意差(分散分析)が認められたが($p_{(1995年)} = 0.026$, $p_{(1996年)} = 0.008$, $p_{(1997年)} = 0.108$)、Schefféの多重比較検定を行ったところ、弱ストレス区と強ストレス区の間ではどの年も有意差は認められなかった。統計的に有意ではないが、いずれの年も対照区は両ストレス区よりも大きな成長を示す傾向が認められた。

苗高の1日当たりの伸長成長量を図3に示す。処理1年目はどの処理区でも3月中旬から伸長成長が始まり、4月下旬に成長のピークを示した。また、対照区ではほとんどの個体で7月下旬から9月上旬に2回目のピークが認められた。弱ストレス区と強ストレス区でも半数ほどの個体で7月から8月に2回目のピークを示した。

処理2年目の対照区では3月中旬に成長を開始したあと、10月下旬までほとんどの個体がほぼ連続して伸長成長を続けた。一方、弱ストレス区と強ストレス区では、1年目と同様に、一部の個体では2回

の成長ピークが認められたが、1回目と2回目の成長期の間に全く伸長成長しない期間が認められた。

処理3年目はごく一部の個体を除いて、どの処理区でも3月中旬から5月下旬の1回だけ旺盛な成長をし、7月以降は伸長成長が認められなかった。

3.2 肥大成長

表2に苗木の1年間の肥大成長量の平均値 $\pm$ 標準誤差を示す。伸長成長量の場合と同様に、分散分析の結果、処理1年目と2年目で処理間に有意差が認められた($p_{(1995年)} = 0.001$, $p_{(1996年)} = 0.0003$, $p_{(1997年)} = 0.109$)。Schefféの多重比較検定を行ったところ、対照区は処理1年目は弱ストレス区と、2年目は両処理区と有意差が認められた(対照区・弱ストレス区: $p_{(1995年)} = 0.001$, $p_{(1996年)} = 0.003$, 対照区・強ストレス区: $p_{(1995年)} = 0.099$, $p_{(1996年)} = 0.002$)。しかし、弱ストレス区と強ストレス区の間には3年とも有意差は認められなかった。

3.3 形状比

以上のように、伸長成長、肥大成長とも水ストレスの影響を受けたが、その両者の関係をみるため、水ストレス処理開始時(1995年3月)とそれぞれの年の最後の時点の苗高(H)/地際直径(D)の値を図4に示す。どの処理区でも年とともに徐々に地際直径に対して苗高が大きくなる傾向が認められた。また、いずれの場合も、分散分析の結果、処理区間で統計的に有意な差は認められなかったが、処理1年目の終わりから既に水ストレスが強いほど地際直径に対する高さの割合が低くなる傾向があり、その関係は3年間ほぼ変わらなかった。ただし、強ストレス区で H/D が3年目に大きく増加したが、これは後述するように、その年に4個体が枯死したこと

図 3 3 年間の伸長成長の季節的变化

Fig. 3 Seasonal changes in height growth for three years

図 4 苗高/地際直径の季節的变化

●：対照区，○：弱ストレス区，×：強ストレス区

 Fig. 4 Seasonal changes in height/basal diameter ratio (H/D)

●：control, ○：light stress, ×：strong stress

によるものである。すなわち、処理 3 年目に枯死した個体の 2 年目の終わりの苗高は 23.8 ± 4.0 cm (平均値 $\pm$ 標準誤差) で、3 年目も生存していた個体の平均苗高 45.7 ± 5.3 cm より有意に低かった (平均値

の差についての t 検定： $p=0.02$)。そのため、成長の劣っていて H/D の小さな個体が枯死したために見かけ上は平均値が増加したといえる。

3.4 累積枯死率

図 5 に 1995 年のはじめの個体数を基準とした 3 年間の各処理区での苗木の累積枯死率を示す。対照区では 3 年間全く枯死個体は出現しなかったが、弱ストレス区と強ストレス区では処理 1 年目に 4 個体が枯死した。さらにこの時点で、強ストレス区では生存しているが枝先が枯れ始めている個体がみられ、2 年目に新たに 4 個体が枯死した。しかし、処理 3 年目にはどの処理区でも枯死個体は出現しなかった。

それぞれの枯死個体の経過についてみると (表 3)、弱ストレス区で枯死した 4 個体のうちの 2 個体は 1 年目の 4 月中下旬に先枯れが始まり、6 月上旬に枯死した。それとほぼ同じ時期に残りの 2 個体で先枯れが始まり、約 1 カ月後に枯死した。先枯れが

表 3 枯死個体の生育経過

Table 3 Height growth of cuttings died in 1995 and 1996

Treatment	Tree No.	Start of die back	Day of death	Height increment (cm)*			
				1995		1996	
				Dead**	Alive***	Dead	Alive***
Light stress	1995 1	4/14-21	5/27-6/2	0.5	2.3		
	2	4/21-27	5/27-6/2	1.8	3.2		
	3	6/2-9	7/5-12	13.3	8.4		
	4	6/9-16	7/5-12	11.8	9.0		
Strong stress	1995 1	6/16-23	7/24-31	12.5	10.8		
	2	6/24-7/1	9/15-22	4.6	11.0		
	3	7/5-12	9/15-22	8.3	11.2		
	4	7/5-12	9/15-22	11.8	11.2		
	1996 5	3/4-11	3/25-4/1	(5.0)		0.0	0.0
	6	6/3-10	7/15-29	(1.0)		0.0	6.6
	7	7/29-8/5	8/19-26	(11.8)		3.0	7.7
	8	9/16-23	11/4-11	(10.7)		4.5	9.2

* Height increment of cutting on the day of die back start from the beginning of growing season. ** Figure in parentheses is height increment at the end of 1995. *** Mean for all other healthy cuttings on the day of die back start.

図 5 枯死率の変化

●：対照区，○：弱ストレス区，×：強ストレス区

Fig. 5 Seasonal changes in percentage of accumulative number of dead cuttings

●：control, ○：light stress, ×：strong stress

始まったときの伸長成長量でみると、はじめの2個体は他の生存個体よりも成長が劣っていたが、次の2個体はよく成長していた。

一方、強ストレス区で先枯れが始まったのは弱ストレス区より遅く、6月中下旬から7月上旬であって、7月下旬に1個体、9月中旬に3個体が枯死した。2年目は3月上旬、6月上旬、7月下旬、9月下

旬に1個体ずつ先枯れが始まり、それぞれ3月下旬、7月下旬、8月下旬、11月上旬に枯死した。その結果、累積枯死率は1年目で25%となり、2年目には50%となった。枯死した8個体のうちの6個体は先枯れが始まった時点での生存個体の平均よりも伸長成長は劣っていた。また、2年目に枯死した個体では1年目の成長もきわめて悪いものであった。

4. 考察

臭柏が天然分布している毛烏素沙地の年降雨量は平均360 mmと大変乾燥しており（神近・山本，1986），現地では日平均気温が10°Cを越える5月中旬から臭柏の伸長成長が始まり、9月か10月に成長を終了する（蘇・李，1987；李ら，1996）。本実験はガラス室内で行ったために、かなり高温条件のもとでの生育となった。その結果、臭柏の伸長成長は3月に始まり、10月まで続いた。その間、水ストレスには敏感に反応して、伸長成長だけでなく肥大成長も抑制されることが示唆された。すなわち、肥大成長も伸長成長も明らかに水ストレス処理区で少なくなった（表2）。ただし、水ストレスの強さの成長量そのものへの影響についてはその違いは必ずしも明瞭なものではなかった。

季節的变化が認められた伸長成長について成長が

一時停止する期間をみると、1年目はどの処理区でも2週間程度であったが、2年目は対照区で停止する時期が全く認められなかったのに対して、弱ストレス区で約3週間、強ストレス区で約8週間続いて、ストレスが強いほど長くなった。3年目も同じ傾向がみられ、弱ストレス区で約6週間、強ストレス区では7月8日以降成長は停止した(図3)。

6月中旬から7月中旬の成長が一時停止する時期は一番高温の季節であった。対照区では2年目のこの時期に成長が止まっていけないので、高温の時期でも、生育環境が許せば、内的な生理的メカニズムによって成長の休止をしなければならないということはないようであった。むしろ5月から8月の降雨によって生長量が増加する場合も観察されている(王, 未発表)。したがって、1年目は高温ストレスに移植の影響が加わって、どの処理区でも成長の一時停止が起こり、2年目以降は水ストレスがない場合には高温ストレスに耐えて成長を続けることができたが、水ストレスを受けた場合には、その強さに比例して高温ストレスによる成長の一時停止の期間が長くなったと考えられる。スギでも同様の水ストレスの影響が認められている(王ら, 1989)。

苗木の枯死の経過については明らかに水ストレス処理によって違いが認められた(図5)。すなわち、処理1年目は弱ストレス区と強ストレス区の枯死率は同じであった。弱ストレス区では水ストレス処理2年目以降は枯死がなかったのに対し、強ストレス区では処理2年目も枯死が続いた。しかし、処理3年目には枯死は起こらなくなった。これは、弱ストレス区では2年目で水ストレスに順応したのに対して、強ストレス区では順応するまでにさらに長い時間がかかったことを示唆している。ちなみに、1年目に枯死した個体を11月に掘り取ったところ、根系の発達がきわめて悪く、植栽時とほとんど同じ状態であった。そこでそうした枯死の経過を枯死個体のサイズから見ると次のようになった。

弱ストレス区、強ストレス区とも、1年目は成長の遅れた個体と伸びすぎてバランスが悪くなった個体が枯死した。その結果、弱ストレス区では1年目に死なずに生き残った個体はバランスが良かったので、次の年には枯れが起こらなかったと考えられる。一方、強ストレス区では、2年目になっても引き続くストレスの積み重なりのため成長が悪くなり、順次枯死した。そのため枯死個体の発生時期は一定

せず、1年を通じてゆっくりと枯死が起こり、いろいろな時期に枯死個体が出現した(図5)。つまり、強ストレス区では処理1年目は短期間に一度に枯れが発生し、処理2年目は断続的に枯れが発生した。また、処理1年目は、弱ストレス区は成長期間に、強ストレス区は伸長成長が終わってから枯死した。

このことは枯れははじめから完全に枯死するまでの期間の長さにも反映された。すなわち、弱ストレス区の4個体とも枯れははじめから完全に枯死するまでの期間は約30~40日であった。一方、強ストレス区の場合、早ければ、弱ストレス区と同じ40日程度であったが、多くは70日以上かかった。しかし、2年目はいずれも約25~55日であった。

引用文献

- 1) 治沙造林学編委会：治沙造林学，中国林業出版社，北京，323 pp., 1981
- 2) FITTER, A. H. and HAY, R. K.: Environmental physiology of plants. 1981 (太田安定・森下豊昭・橘 泰憲・岩崎 誠訳：植物の環境と生理，学会出版センター，381 pp., 1985)
- 3) JACKSON, W. T.: Use of carbowaxes (polyethylene glycols) as osmotic agents. *Plant Physiol.*, **37**, 513-519, 1962
- 4) JACOMINI, E., BERTANI, A. and MAPELLI, S.: Accumulation of polyethylene glycol 6000 and its effects on water content and carbohydrate level in water-stressed tomato plants. *Can. J. Bot.*, **66**, 970-973, 1987
- 5) JANES, B. E.: The effect of molecular size, concentration in nutrient solution and exposure time on the amount and distribution of polyethylene glycol in pepper plants. *Plant Physiol.*, **54**, 226-230, 1974
- 6) 神近牧男・山本太平：中国毛烏素砂漠における自然環境について一・二・三の気象・土壌特性一，鳥取大学砂丘研究所報告，**25**，27-35, 1986
- 7) KRIZEK, D. T.: Methods of inducing water stress in plants. *Hort Sci.*, **20**, 1028-1038, 1985
- 8) LARCHER, W.: *Physiological plant ecology*. Springer, New York, 506 pp., 1995
- 9) 李 雲章・李 春和・王 林和：臭柏生長与更新特性初探，*内蒙古林学院学报*，**18**(4)，1-5, 1996
- 10) 増田拓朗・小林達明・森本幸裕・吉川 賢：中国毛烏素沙地における土壌水分条件と柺柳の根系分布について，*造園雑誌*，**51**，126-131, 1988
- 11) MEXAL, J., FISHER, J. T., OSTERYOUNG, J. and REID, C. P. P.: Oxygen availability in polyethylene glycol solutions and its implications in plant water relations. *Plant Physiol.*, **55**, 20-24, 1975
- 12) MORIMOTO, J. and YOSHIKAWA, K.: Effects of

- long-term water stress on leaf growth of seedlings of several tree species. J. Jpn. Reveget. Tech., **23**(4), 228-236, 1998
- 13) 北京大学地理系・中国科学院自然資源総合考察委員会・中国科学院蘭州砂漠研究所・中国科学院蘭州冰川凍土研究所：毛烏素沙区自然条件及其改良利用，科学出版社，北京，203 pp., 1983
 - 14) RUNDEL, P. W. and JARRELL, W. M.: Water in the environment. In: *Plant Physiological Ecology* (eds. R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney and P. W. Rundel). Chapman & Hall, London, pp. 29-56, 1989
 - 15) 酒井 昭：植物の分布と環境適応—熱帯から極地・砂漠へ—，朝倉書店，164 pp., 1995
 - 16) 蘇 世平・李 蘭曉：沙地柏生物学和生態学特性的研究，西北林学院学报，**2**(2)，29-39, 1987
 - 17) 徳岡正三：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，**33**，67-103, 1995
 - 18) 王 文採・鄭 万鈞・傅 立国・朱 政徳：圓柏属，中国植物誌第7巻，科学出版社，北京，pp., 347-376, 1983
 - 19) 王 林和・吉川 賢・永森通雄：スギ苗木の生長に
およぼす土壌の水分条件の影響，高知大学演習林報告，**16**，25-40, 1989
 - 20) WEST, D. W., MERRIGAN, I. F., TAYLOR, J. A. and COLLINS, G. M.: Growth of ornamental plants irrigated with nutrient of polyethylene glycol solutions of different osmotic potentials. Plant Soil, **56**, 99-111, 1980
 - 21) ZWIAZEK, J. J. and BLAKE, T. J.: Effects of preconditioning on subsequent water relations, stomatal sensitivity and photosynthesis in black spruce. Can. J. Bot., **67**, 2240-2244, 1989
 - 22) ZWIAZEK, J. J. and BLAKE, T. J.: Effects of preconditioning on carbohydrate and amino acid composition of osmotically stressed black spruce (*Picea mariana*) cuttings. Can. J. For. Res., **20**, 108-112, 1990a
 - 23) ZWIAZEK, J. J. and BLAKE, T. J.: Effects of preconditioning on electrolyte leakage and lipid composition black spruce (*Picea mariana*) stressed with polyethylene glycol. Physiol. Plant., **79**, 71-77, 1990b

(1999.10. 9 受理)

Summary

Cuttings of *Sabina vulgaris* growing in semi arid region in China were cultivated in gravel culture for three years to investigate the phenological response under long term water stress. The osmotic potential of the water solutions was maintained at -0.02 MPa, -0.10 MPa and -0.34 MPa for all the experimental period by polyethylen glycol (molecular weight 6,000) treatments. In all treatments, height growth of cuttings was stopped for a short period in summer season, from June to July. The period of this dormancy became long as the osmotic potential of the water solution decreased. Although all cuttings in the -0.02 MPa treatment (control) were alive for three years, 25% of cuttings in other two treatments (-0.10 MPa and -0.34 MPa) were dead at the end of the first year. Moreover, only 50% of cuttings in the -0.34 MPa treatment could survive until the end of the second year. It suggested that a long time was necessary to make adjustment of physiological characteristics of cuttings to severe water stress, and many cuttings were dead before got the adaptive characteristics. Sizes and shapes of dead and alive cuttings were discussed.