

中国内モンゴル自治区に生育する臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) の

地下水表面からの距離と光合成・蒸散速度の関係

田中（小田）あゆみ・福田健二（東大新領域）・増田寛子（愛媛大農）・田中憲蔵（森林総研）・吉川賢（岡大院）

要旨：中国内モンゴル自治区毛烏素沙地において、地下水表面からの距離が臭柏の葉の形態と光合成・蒸散速度に与える影響を調べた。地下水表面からの距離が1m、3m、5mの位置にある個体を各3個体選び、葉の表皮細胞層の厚さ、葉面積当たりの葉重、窒素濃度(N)、及び光合成・蒸散速度と水ポテンシャルの日変化を測定し、日生産量(Pnday)、日蒸散量(Trday)、日水利用効率(WUEday)を求めた。地下水表面からの距離が近い個体ではNが有意に高く、窒素の増加が光合成能力の増加につながったと考えられた。逆に、地下水表面から遠い個体では水分損失を抑える表皮細胞層が厚く、耐乾性が高いと考えられた。Pndayは地下水表面からの距離が1mの個体で有意に高かったが蒸散量が多く、WUEdayは低かった。一方で、地下水表面から遠い5mの個体は日の出直後に高い光合成速度を示し、水ストレスのかかりやすい日中は気孔を閉じて蒸散を抑えるためWUEdayは高かった。

キーワード：*Sabina vulgaris* Ant., 光合成, 地下水, 半乾燥地, 蒸散

Abstract: Plants growth is limited by water supply under semi-arid environment. *Sabina vulgaris* Ant. is common species for reforestation in Northwestern China. *S. vulgaris* generally have deep root system and using ground water. Thus, we hypothesized that the ground water level may affect to leaf morphological and photosynthetic traits. We investigated leaf epidermis thickness, leaf mass per area (LMA), leaf nitrogen contents (N), diurnal photosynthetic rate (Pnday), transpiration rate (Trday) and water use efficiency (WUEday) among 9 individuals, which grow different distance from underground water level (1m, 3m, 5m). Leaf epidermis thickness increased with distance of ground water level. The relation suggested that increment of leaf epidermis thickness contribute to raise up the tolerance of drought stress for the 5m individuals. On the contrary, 1m individuals showed higher leaf nitrogen content than the 3m and 5m individuals. Photosynthetic rate at the morning in the 5m individuals showed higher value than 1m and 3m individuals. However, the rate of 5m and 3m individuals decreased at midday condition. In contrast, photosynthetic rate at midday condition on 1m individuals kept high value compared with 5m individuals. At least diurnal photosynthetic rate was the highest at 1m individuals, and WUEday was the highest at 5m individuals. In this study, leaf physiological and morphological traits of *S. vulgaris* significantly relate with distance from underground water level to adapt to drought stress in semi-arid environment.

Key words: *Sabina vulgaris* Ant., photosynthesis, ground water, arid environment, Transpiration

I はじめに

水は植物の生育に不可欠であるが、乾燥地では生育に十分な水が得られず成長や繁殖などの制限因子になっている(2)。特に、光合成などの生理機能は水ストレスによる影響を受けやすく、生産性の低下や林分の衰退につながることもある(7)。

現在、砂漠化の進行が著しい中国北西部の半乾燥地では、植林活動が進む一方で、地下水の低下や河川流量の減少による水不足が深刻化している(15)。そのため、現地の気候に適応し、耐乾性が強く、天水のみで生育できる郷土樹種を用いた植林が注目されている。郷土樹種の中でもヒノキ科の常緑針葉樹臭柏(*Sabina vulgaris* Ant.)が緑化樹種として注目されている(11,13)。臭柏は、成長は遅いものの、定着後の灌水がほとんど必要なく、道

路脇の防砂林やのり面緑化など、幅広く活用できる。しかし、定着後でも枯死や生育不良が見られるなど、生育適地についてはよくわかっていない。

降水の少ない乾燥環境に生育する植物にとって、地下水は比較的安定した吸水源であり、植栽後の定着や生育に重要である。臭柏の成木も主に地下水を使って生育していることがこれまでの研究で明らかになっている(10)。しかし、植物の水輸送コストは輸送距離に応じて増加するため(6, 12)、地下水表面から遠い個体は近い個体に比べて水ストレスを受けやすいと考えられる。中国の代表的な植林樹種のポプラについても、地下水表面からの距離によって光合成特性が変化し、地下水表面からの距離が3m以上の個体では、一日の光合成生産量が著しく低下することが報告されている(16)。臭柏においても、地下水

Ayumi TANAKA-ODA, Kenji FUKUDA (Grad. Sch. of Frontier Sci., Univ. of Tokyo, Kashiwa 277-8561 Japan), Hiroko MASUDA (Ehime Univ.), Kenzo TANAKA (FFPRI.), and Ken YOSHIKAWA (Okayama Univ.) Effect of different ground water depth to the leaf photosynthetic traits on *Sabina vulgaris* Ant. in the semi arid environment, Inner Mongolia, China

からの距離が光合成特性に影響を与える可能性があり、地下水位が臭柏の生理特性に与える影響を明らかにすることは、植栽適地の選定等に役立つと考えられる。

そこで本研究では、地下水位からの距離が異なる臭柏個体の、①葉の形態と窒素量、②日光合成蒸散特性を調べ、地下水位からの距離と葉の形態的生理的特性について考察した。

II 材料と方法

1. 調査地概況 調査は中国内蒙自治区毛烏素沙地整地開発研究センター北試験地 ($N35^{\circ}58'18''$, $E109^{\circ}18'18''$, 1,313m a.s.l.) で行った。調査地はオルドス高原のほぼ中央に位置し、年平均気温は 6.4°C 、最高気温は 36.4°C 、最低気温は -31.4°C 、年平均降水量は 362.8 mmである (11)。調査地周辺はキク科の油蒿 (*Artemisia ordosica*) やイネ科の草本などから構成されている。

2. 植物材料 臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) はヒノキ科の常緑低木で、現地で唯一の常緑針葉樹である (13)。樹高は 2m に達することはまれで、明瞭な主幹を持たず匍匐伸長し、樹冠は直径 15m になることもある (13)。根系は 2 系統あり、地下水付近に伸びる主根と、地表 60 センチ付近に縦横に伸びる側根がある。特に風食に強く、長期間乾燥する環境に適応し、乾燥・半乾燥地域の防風固砂、水土保持に適した樹種である (13)。

3. 光合成蒸散特性と葉特性の測定 測定は 2007 年 5 月の快晴日に行った。日光合成生産量を求めるため、地下水位から 1m、3m、5m の距離にある個体をそれぞれ 3 個体選び、携帯式光合成蒸散測定装置 (LI-6400; Li-Cor, Lincoln, NE) を用いて光合成・蒸散速度の日変化を測定した。測定は 6 時から 18 時まで 3 時間間隔で行い、その結果から、光合成・蒸散速度の変化を時間で積分した日生産量 (Pnday)、日蒸散量 (Trday) を求めた。また、一定の水損失に対する光合成生産量の比である日水利用効率 (WUEday) を求めた (8, 5)。地下水位からの距離は、あらかじめ埋設してある地下水位計から水準測量をして求めた。

その後、葉の形態的な特徴を比較するため、光合成・蒸散を測定した葉の葉面積と乾重を測定し、葉面積当たりの葉重 (LMA) を求めた。葉面積はイメージスキャナーと葉面積計算ソフト LIA32 (14) を用いて求めた。また、葉の内部形態を比較するため、ミクロトームを用いて薄層切片を作り、光学顕微鏡で観察した。葉内窒素濃度は NC アナライザー (FLASH EA1112) を使って測定した。

III 結果と考察

1. 地下水面からの距離と葉の形態、窒素含量の関係 臭柏の葉は、葉面積当たりの葉重 (LMA) より、葉の内部構造を変化させることで耐乾性を増加させていると考えられた。LMA は地下水位からの距離が 1m の個体で $226.5 \pm 20.7 \text{ g m}^{-2}$ 、3m の個体で $230.5 \pm 8.4 \text{ g m}^{-2}$ 、5m の個体で $228.9 \pm 9.6 \text{ g m}^{-2}$ と有意な差がなかった。しかし、表皮細胞層の厚さは地下水位から 3m と 5m の個体で有意に大きく、2 層を持つ個体も見られた (図-1a, 2, ANOVA, $P < 0.05$)。多くの植物で乾燥ストレスが高いと表皮細胞層数やクチクラ層が増加することが知られており (2)、臭柏は乾燥ストレスのかかりやすい砂丘上部で表皮細胞層の層数や厚さを発達させることで、蒸散による水分損失を抑えていると考えられた。一方、葉内窒素濃度は地下水位から近い 1m の個体が有意に高かった (図 1-b, ANOVA, $P > 0.05$)。葉内窒素濃度は葉の光合成速度と強い相関があることが知られており (6, 8)、水分条件の良いところでは、乾燥を防ぐ表皮細胞層等ではなく、光合成酵素等の生理活性を高めるための投資を行っていると考えられた。つまり、臭柏では地下水位から遠い個体では、乾燥を防ぐための表皮細胞層への投資が増加する一方、地下水位に近い個体では、葉窒素など光合成系への投資が増加すると考えられた。

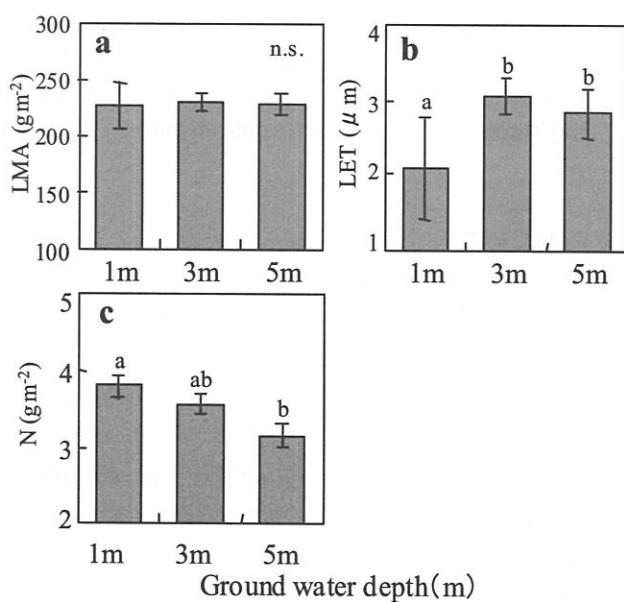


図-1. 地下水面からの距離と LMA (a)、表皮細胞層厚 (b)、窒素濃度 (c) の関係

Fig.-1 LMA (a), leaf epidermis thickness (b) and leaf nitrogen content (c) of different ground water depth

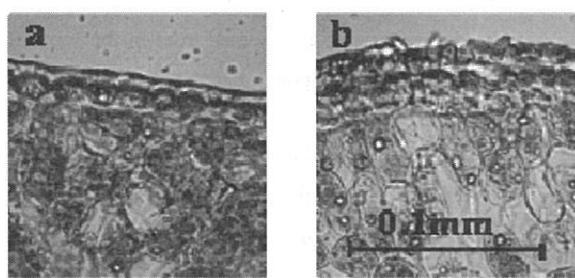


図-2. 葉切片の顕微鏡写真

a; 地下水面から 1m の個体、b; 地下水面から 5m の個体
Fig.-2 Microphotographs of leaf transverse sections of 1m from under ground water (a), and 5m from under ground water (b)

2. 葉の光合成・蒸散速度の日変化 葉の光合成蒸散速度の日変化は地下水面からの距離で異なり、個体の水利用特性を反映していると考えられた。光合成蒸散速度は、地下水面から遠い個体は日の出直後が最も高く、その後は直線的に低下した(図-3)。一方、地下水面に近い1mの個体では日の出直後から正午まで緩やかに上昇し、その後低下した(図-3)。地下水面から5mの個体では、日中の葉の水ポテンシャル低下(-0.7から-1.5MPa)に伴って気孔コンダクタンスが低下したことから、地下水面からの距離が遠い個体では、水ストレスの少ない早

朝に気孔を開き光合成生産を行い、水ストレスの高い日中は気孔を閉じて蒸散を抑えていると考えられた。また、地下水面上に近い個体では、早朝の光合成速度は地下水面上から遠い個体に比べて低いものの、日中の水ストレスの影響が比較的少なく、長時間にわたり安定した光合成を行うことが出来ると考えられた。

3. 地下水面からの距離と日生産、日水利用効率の関係 個葉の日光合成生産量や日蒸散量は地下水面からの距離で変化し、乾燥ストレスのかかりやすい立地での水利用効率の増加に貢献した。地下水面上に近い1mの個体では、日光合成生産量が他の距離に比べ有意に高かったが、日蒸散量も約1.5倍多く、日水利用効率は有意に低くなかった(表-1, ANOVA, P<0.05)。地下水面上からの距離が3mの個体では、1mの個体に比べ日蒸散量は少ないが日光合成生産量が小さいため、日水利用効率はやや高くなるが有意差は見られなかった。一方で、地下水面上からの距離が5mの個体では、日蒸散量が最も低いが、3mの個体よりやや高い日光合成生産を行っていた。そのため1mの個体に比べ日水利用効率が有意に高く、少ない水を効率よく使って光合成生産を行っていると考えられた(表-1, ANOVA, P<0.05)。

表-1 地下水面からの距離と日光合成生産特性

Table-1 Net diurnal photosynthesis rate, transpiration rate and water use efficiency of *S. vulgaris* under three different groundwater depths.

Distance from ground water	Pn day ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	Tr day (mmol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	WUE day (mmol/mmol)
1m	310.3±31.45 ^a	76.43±7.30 ^a	4.18±0.81 ^a
3m	217.4±20.67 ^b	44.75±6.64 ^b	4.97±0.43 ^{ab}
5m	272.8±19.73 ^{ab}	46.95±1.67 ^b	5.80±0.21 ^b

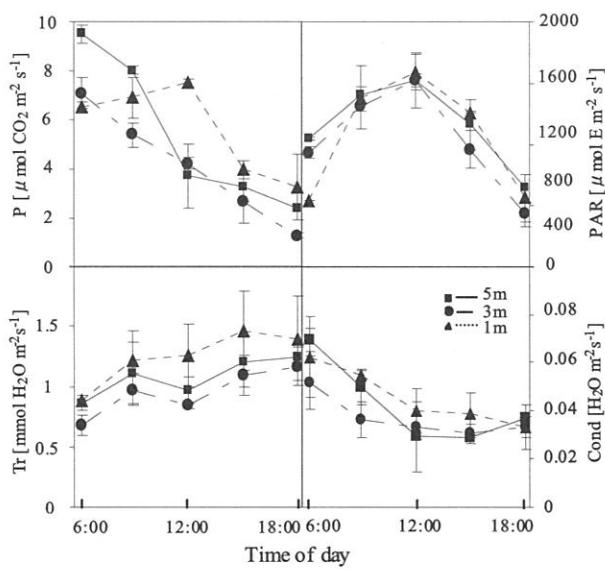


図-3. 光合成・蒸散速度、気孔コンダクタンスの日変化
Fig.-3 Diurnal patterns in photosynthetically active radiation (PAR), net photosynthetic rate (P), stomatal conductance (Cond) and transpiration rate (Tr) of *S. vulgaris* under three different groundwater depths. Means±SE (n=3)

IV おわりに

臭柏は地下水面に近いたん地と呼ばれる立地から砂丘上部まで幅広い環境に分布している。この研究から、生育する環境によって葉の形態や光合成生産特性が異なることが明らかになった。今回の調査では、地下水面からの距離が1mの個体は日中の水ストレスを受けにくい環境にあり、窒素など光合成系への投資が大きく、高い光合成日生産を行っていた。しかし、乾燥を防ぐ表皮細胞層は地下水面から遠い個体に比べて薄く、一日を通じて高い蒸散を行っており、日水利用効率は低かった。一方、地下水面からの距離が3mと5mの個体では、厚い表皮細胞層を持つことで葉の耐乾性を高め、水分条件のよい

早朝に高い光合成生産を行うことで、日水利用効率を高めていることが明らかになった。測定を行った5月は一年のうちで最も乾燥した時期といわれているが、調査年は比較的降雨が多く、さらに乾燥した年には砂丘上部で強い水ストレスがかかると予想される。今後、光合成の旱魃時や季節による変化、成長特性などを調べることで、地下水水面からの距離が臭柏の生育や光合成に与える影響をさらに詳しく解明できると考えられた。

引用文献

- (1) FU LIKUO, CHEN TANQING, LANG KAIYUNG, HONG TAO. (2000) 中国高等植物第3巻. 青島出版社. China.
- (2) KRAMER P.J. (1983) Water relations of plants. Academic Press, New York.
- (3) HE, W., ZHANG, X. (2003) Responses of an evergreen shrub *Sabina vulgaris* to soil water and nutrient shortages in the semi-arid Mu Us Sandland in China. J. Arid Environ. 53: 307-316.
- (4) HE, W., ZHANG, X., DONG, M. (2003) Gas exchange, leaf structure, and hydraulic features in relation to sex, shoot form, and leaf form in an evergreen shrub *Sabina vulgaris* in the semi-arid Mu Us Sandland in China. Photosynthetica. 41: 105-109.
- (5) KENZO, T., ICHIE, T., NINOMIYA, I. and KOIKE, T. (2003) Photosynthetic activity in seed wings of Dipterocarpaceae in a masting year: does wing photosynthesis contribute to reproduction? Photosynthetica 41: 551-557.
- (6) KENZO, T., ICHIE, T., YONEDA, R., WATANABE, Y., NINOMIYA, I. and KOIKE, T. (2006) Changes in photosynthesis and leaf characteristics with height from seedlings to mature canopy trees in five dipterocarp species in a tropical rain forest. Tree Physiol. 26: 865-873.
- (7) 北尾光俊. (2004) 樹木の光合成に及ぼす環境ストレスの影響 日林誌 86:42-47.
- (8) LARCHER, W. (2003) Physiological Plant Ecology. 4th Edn. 513 pp. Springer-Verlag, New York.
- (9) NIINEMETS U. (1999) Components of leaf dry mass per area-thickness and density- alter leaf photosynthetic capacity in reverse direction in woody plants. New Phytol. 144:35-47.
- (10) OHTE, N., KOBA, K., YOSHIKAWA, K., SUGIMOTO, A., MATSUO, N., KABEYA, N., WANG, L. (2003) Water utilization of natural and planted trees in the semiarid desert of Inner Mongolia, China. Ecol. Appl. 13: 337-351.
- (11) 田中憲蔵, 小田あゆみ, 二宮生夫, 王林和, 張国盛, 坂本圭児, 吉川賢. (2005) 中国内蒙自治区に生育する臭柏(*Sabina vulgaris* Ant.)稚樹の異型葉性と生育段階にともなう資源配分特性. 日緑工誌 30: 657-661.
- (12) 田中憲蔵, 小田あゆみ, 増田寛子, 二宮生夫, 王林和, 吉川賢. (2006) 中国内蒙自治区に生育する臭柏(*Sabina vulgaris* Ant.)の個体サイズにともなう光合成能力と葉の特性の変化. 日緑工誌 31: 436-440
- (13) 温国勝, 王林和, 吉川賢. (2002) 中国半乾燥地に生育する臭柏(*Sabina vulgaris* Ant.)の生理的特性と生態的特性. 日緑工誌. 27: 526-537.
- (14) YAMAMOTO S. (2000) Estimation of the canopy-gap size using two photographs taken at different heights. Ecol. Res. 15:203-208.
- (15) 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, 東京 pp163
- (16) Y.P. CHEN, Y.N. CHEN, W.H. LI, and C.C. XU. (2006) Characterization of photosynthesis of *Populus euphratica* grown in the arid region. Photosynthetica. 44: 622-626.