

# 琉球大学学術リポジトリ

## マングローブ3樹種の葉のガス交換特性に与えるNaCl濃度および環境要因の影響

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学農学部 公開日: 2008-02-14 キーワード (Ja): 冠水, 光合成速度, 気孔伝導度, マングローブ, オヒルギ, メヒルギ, ヤエヤマヒルギ キーワード (En): Bruguiera gymnorrhiza, Kandelia candel, Photosynthesis, Rhizophora stylosa, Stomatal conductance, Submerge 作成者: 川満, 芳信, 吉原, 徹, 川元, 知行, 徳丸, 慶太郎, Kawamitsu, Yoshinobu, Yoshihara, Toru, Kawamoto, Tomoyuki, Tokumaru, Keitarou メールアドレス: 所属:
URL	<a href="http://hdl.handle.net/20.500.12000/3591">http://hdl.handle.net/20.500.12000/3591</a>

# マングローブ 3 樹種の葉のガス交換特性に与えるNaCl濃度 および環境要因の影響

川満芳信・吉原 徹・川元知行・徳丸慶太郎

Yoshinobu KAWAMITSU, Toru YOSHIHARA, Tomoyuki KAWAMOTO and Keitarou TOKUMARU

## Effect of NaCl concentration and environmental factors on the gas exchange characteristics of three mangrove species.

キーワード：冠水，光合成速度，気孔伝導度，マングローブ，オヒルギ，メヒルギ，ヤエヤマヒルギ。

**Key words** : *Bruguiera gymnorrhiza*, *Kandelia candel*, Photosynthesis, *Rhizophora stylosa*,  
Stomatal conductance, Submerge.

### Summary

The mangrove can be classified by the photosynthesis mode as "C<sub>3</sub> photosynthesis plant". However, it is also possible to classify the mangrove plant as "special plant type" or "sea weed", since it can grow in such high salinity conditions, whereas C<sub>3</sub> plants could not survive due to the low osmotic potential (-2.4MPa). The photosynthetic rate in the mangrove does not decrease even in -3.0MPa of leaf water potential, which is lower than the sea water. The photosynthetic rate of the normal C<sub>3</sub> plant starts decreasing when leaf water potential decreases from -0.6MPa, and it becomes almost zero at -1.5MPa. Therefore, the mangrove protects the photosynthetic apparatus from destruction with its special function, even when water potential decreases remarkably. The mangrove filters seawater at the root system, allowing only fresh water to move to the above-ground plant, consequently protecting the photosynthetic apparatus in the leaf. In addition, the photosynthesis is not affected even when seedling plants always experiences flooding and the lower leaf of *Avicennia marina*, which are submerged every day.

In this paper, we measured light and CO<sub>2</sub> response curves of photosynthesis, stomatal conductance, and transpiration rate of the Okinawan mangrove species under different salinity conditions. In addition, to clarify the effects of submerged treatment into the sea water on the gas exchange rate, we measured the gas exchange rate and leaf water potential before and after submerged treatment.

### はじめに

近年の地球環境的变化及び栽培状況の変化に対応するため、生産能力の高い一般作物に耐塩性を付与するための遺伝子導入研究が急速に進展している。そのような状況の中で、極めて高い塩分濃度に遭遇し、かつ1日の中でも激しく塩濃度が変動する環境下で群落を形成するマングローブ樹種に関する研究は、これまでに多くなされ、耐塩性技術の向上に大きく貢献してきた (Ball and Farquhar, 1984a, 1984b; Ballら, 1988; Clough, 1984; Clough and Sim, 1989; Hibinoら, 2001; Mooreら, 1972, 1973; Lawtonら, 1981; Smithら, 1989; Waditeeら, 2002)。例えば、マングローブ林は、無限に海水が供給される環境にありながらも、これら植物はC<sub>3</sub>型植物としては高い水利用効率を示すことが知られており、塩環境におけるその機能として太陽照射に対する葉身の傾き、葉面積の縮小及び比葉面積など、最小の蒸散速度で葉温を最適温度に保つ工夫がなされているとの報告がある (Ball, 1988)。

西表島のマングローブ林は、河川沿いに上流からオヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギの順に分布し、沖縄本島の慶佐次川流域では、上流からメヒルギ、オヒルギ、ヤエヤマヒルギの順に分布することが認められている。また、陸と海の境界線上にはマヤブシキ、ヒルギモドキ、ヒルギダマシが分布している。このような分布の違いには様々な生育環境及び種の特徴が複雑に関係していることが窺える。川満ら (1995) は、沖縄本島の主要種であるオヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギの根系へのNaCl処理に対する葉の光

合成速度と水ポテンシャルの反応を調べ、NaCl耐性とその機能に種間差異があることを明らかにした。また、根系へのNaCl処理が3樹種のイオン動態に及ぼす影響を調べ、植物体の器官別にみたイオンの蓄積程度に種間差異があることを認めている(川満ら, 1997)。マングローブ天然林にはしばしば帯状分布が観察され、種による生理生態的特徴と環境条件との適合がその背景にはあると考えられる。

本報では、3樹種マングローブの分布がはっきりしている慶佐次川河口を調査地を選び、光合成特性について調査した。また、ポットで栽培した幼木を用いて、葉温を厳密に制御した条件下で“光-光合成曲線”及び“CO<sub>2</sub>-光合成曲線”を調べ、マングローブ3樹種の光合成特性と塩分濃度に対する応答を比較検討した。また、慶佐次川河口は潮の干満差が大きく、満潮時にはマングローブ幼齢木は植物体全体が浸水状態にあるのがしばしば観察された。そこで、オヒルギ及びメヒルギのポット苗を用いて、植物体全体を一定時間400mM NaCl水溶液に沈め、引き上げ前後のガス交換速度を調べた。

## 材料及び方法

マングローブ3樹種のガス交換及び水ポテンシャル特性及び葉身のイオン含量と全窒素含量の比較

供試材料はヒルギ科 (Rhizophoraceae) のオヒルギ (*Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk.), メヒルギ (*Kandelia candel* (L.) Druce) 及びヤエヤマヒルギ (*Rhizophora stylosa* Griff.) を用いた。調査地は、沖縄本島東村慶佐次川河口で、ガス交換特性の調査は、1995年10月17日と23日に、葉のイオン含量は1996年4月6日に採取して行った。

ガス交換速度は、携帯型光合成蒸散測定装置 (SPB-H4, 島津社製) を用いて、光合成速度、蒸散速度、気孔伝導度及び葉内CO<sub>2</sub>濃度を測定した。測定部位は、地上約1から1.7mの高さの対になった第1及び第2展開葉の4枚のうち、正常な1枚を選び、1枚の葉身につき3回の測定を行った。測定が終了するまでに要した時間は約3分であった。葉の水ポテンシャルは、Pressure chamber (Soil Moisture

Equipment Inc., Model 3005) を用いて測定した。葉身のイオン含量および全窒素濃度は、前報(川満ら, 1997)に準じて定量した。

マングローブ3樹種の“光-光合成速度”及び“CO<sub>2</sub>-光合成速度”曲線

オヒルギの胎生種子は、1995年3月14日西表島浦内川河口で樹上に着生していた完熟に近い状態で採取した。ヤエヤマヒルギの胎生種子は、1994年9月23日東村にある慶佐次川河口でヤエヤマヒルギ群落内に落下していたものを採取した。メヒルギについては、沖縄本島北部汀間の沼地で1996年7月16日に採取した幼齢木を用いた。オヒルギ及びヤエヤマヒルギは、パーミキュライトを詰めたバット内に胎生種子を植え、水道水を与えガラス室内で育成した。発芽後、灰色土(ジャーガル): ピートモス: 腐葉土を2: 1: 1 (v/v) の割合で詰めた1/5000aワグネルポットに移植した。液体肥料を4日毎に与え、ガラス室内で育成した。液体肥料の組成は、前報(川満ら, 1997)と同様である。0mM NaCl区と400mM NaCl区を設け、0mM NaCl区は液体肥料のみで育成した。400mM NaCl区は、1996年8月21日から塩処理を開始し、一週間に50mMづつ上げ、400mMになった時点から1.5ヶ月後に実験を開始した。

ガス交換速度の測定は、同化箱内の光強度、葉温、湿度及びCO<sub>2</sub>濃度条件を同時に制御できる光合成・蒸散同時測定装置を用いて行った。“光-光合成曲線”は、光源と同化箱の間に遮光ネットを重ねることで、最強光2070~80μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>までの8段階の光量子密度を設定し測定した。測定条件は、露点温度は15℃に、葉温は20, 25, 30及び35℃の4段階に設定した。“CO<sub>2</sub>-光合成曲線”は、添加するCO<sub>2</sub>濃度を0~1000ppm間に14段階設定し、0ppmから順次濃度を上げて測定した。測定は、光量子密度1400μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>、葉温30℃及び露点20℃で行った。

400mM NaCl水溶液への浸水処理が光合成速度に与える影響

供試材料は、オヒルギ及びメヒルギの幼木を用いた。栽培方法及び塩処理方法は、前項と同様である。光合成速度

Table 1. Leaf gas exchange characteristics and water potential under field conditions at Gesaji in Okinawa Island.

Species	Photosynthesis (μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Conductance (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Transpiration (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	Ci (μl l <sup>-1</sup> )	WUE (μmol mmol <sup>-1</sup> )	Water potential (MPa)
<i>B. gymnorrhiza</i>	6.1±0.7	111.7±20.7	2.7±0.5	220.8±13.1	2.32±0.44	-3.0±0.0
<i>K. candel</i>	6.5±1.9	187.5±34.7	3.2±0.5	257.0±27.2	2.15±0.82	-2.0±0.2
<i>R. stylosa</i>	13.0±1.6	325.3±77.7	4.4±0.8	229.7±16.6	3.05±0.56	-3.6±0.0

Note: Measurements were done at Gesaji on Oct. 17 for *B. gymnorrhiza*, *R. Stylosa* and Oct. 23 for *K. candel*. PARs were 674±312 for *B. gymnorrhiza*, 437±162 for *R. Stylosa*, and 1630±92μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> for *K. candel*. RH was 23.1±1.1%.

は、植物体を沈める前に約2時間測定し、その後2時間同化箱から植物体を外して400mM NaCl水溶液にポットごと植物全体が浸かるように沈めた。光源として陽光ランプ3個を用いて照射し、水面での光量子密度は $600\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。2時間後、植物体を引き上げ蒸留水で葉面を洗い、水分を丁寧に拭き取って再び同化箱にセットし、測定を継続した。測定条件は、オヒルギでは、光量子密度 $940\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、メヒルギでは $1400\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、葉温及び露点はそれぞれ $30^\circ\text{C}$ と $20^\circ\text{C}$ で行った。葉の水ポテンシャルは、アイソピエスティックサイクロメーターを用いて測定し、沈める直前、引き上げ直後及び4時間後の3回測定した。測定には、被光合成測定葉の対葉を用いた。

## 結果

### マングローブ3樹種のガス交換、水ポテンシャル、イオン含量の比較

調査は、オヒルギ及びヤエヤマヒルギについては1995年10月17日に、メヒルギについては同年10月23日に行った(表1)。光合成速度及び気孔伝導度について、既報(川満ら, 1995)と比較すると、自然状態での光合成速度はヤエヤマヒルギ、メヒルギ、オヒルギの順になり、実験室で高かったメヒルギは、測定日の天候不順により飽和光以上の光強度を得ら

れなかったため低くなったと考えられる。しかし、“光-光合成曲線”を用いて推定し比較することは可能である。気孔伝導度についてみると、オヒルギとメヒルギは値が低く、ヤエヤマヒルギにおいては高い値を示した。葉身の水ポテンシャルは、メヒルギ、オヒルギ、ヤエヤマヒルギの順に低い値を示した。これは、各々の種が慶佐次川流域に沿って上流からメヒルギ、オヒルギ、ヤエヤマヒルギの順に分布している根圏の塩濃度と一致している。光合成速度と蒸散速度の比で表される水利用効率率は、3樹種の分布パターンに対応しており、下流に分布するヤエヤマヒルギが最も高かった。水ポテンシャルの動きと合わせて考えると、塩分濃度の影響がより大きい下流域に分布する種において、葉身の水ポテンシャルを低下させ水の吸収を促し、水利用効率を上昇させていることがわかった。

マングローブ3樹種の葉のイオン含量を比較すると(表2)、 $\text{Na}^+$ についてはオヒルギが最も高く、 $\text{Cl}^-$ についてはヤエヤマヒルギが最も高かった。 $\text{K}^+$ は、ヤエヤマヒルギが高い値を示した。しかし、メヒルギについてはその分布域が上流にあり、根圏の環境が他の2種と大きく異なっていたと考えられる。そこで、 $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 比で比較すると、オヒルギで著しく低くなった。西表島の調査結果(川満ら, 1997; 2003)においてもオヒルギの $\text{K}^+/\text{Na}^+$ 比は低いことから、オヒルギの葉身内における浸透圧調節と何らかの関わりがあると予想される。葉の全窒素含量で比較すると、ヤエヤマヒルギが最も高く、つづいてオヒルギ、メヒルギの順に高く、それらの分布域の塩濃度勾配に沿った反応をみせた。SLAは、ヤエヤマヒルギが最も低く葉身の厚いことが確認された。

Table 2. Comparison of anion, cation, total nitrogen, specific leaf area, and SPAD values among the Okinawan mangrove species.

Item	<i>K. candel</i>	<i>B. gymnorhiza</i>	<i>R. stylosa</i>
----- Cation (mmol g <sup>-1</sup> DW) -----			
$\text{Na}^+$	0.484±0.101	0.649±0.141	0.549±0.121
$\text{NH}_4^+$	0.032±0.003	0.028±0.006	0.043±0.006
$\text{K}^+$	0.187±0.050	0.086±0.012	0.308±0.048
$\text{Mg}^{2+}$	0.337±0.072	0.242±0.038	0.136±0.054
$\text{Ca}^{2+}$	0.347±0.083	0.415±0.119	0.162±0.063
$\text{K}^+/\text{Na}^+$	0.409±0.159	0.137±0.026	0.592±0.188
----- Anion (mmol g <sup>-1</sup> DW) -----			
$\text{Cl}^-$	0.647±0.145	0.626±0.107	0.785±0.230
$\text{SO}_4^{2-}$	0.064±0.028	0.027±0.008	0.056±0.020
$\text{PO}_4^{3-}$	0.009±0.002	0.008±0.001	0.009±0.002
-----			
TN <sup>1)</sup>	0.037±0.002	0.042±0.005	0.058±0.006
SLA <sup>2)</sup>	59.29±4.21	56.79±8.77	37.65±2.27
SPAD	64.40±4.41	64.49±4.38	58.77±4.49

Note: <sup>1)</sup>mmol·g<sup>-1</sup>DW, <sup>2)</sup>cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>DW.

Measurements were done at Gesaji river in April 6, 1996. (N=24)

### 塩処理したマングローブ3樹種の“光-光合成曲線”に与える温度の影響

オヒルギの“光-光合成曲線”をみると、0mM NaCl区では光飽和点は葉温 $35^\circ\text{C}$ で300付近にあり、それ以下の葉温では $600\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。400mM NaCl区の光飽和点は、葉温 $30^\circ\text{C}$ と $35^\circ\text{C}$ では500付近に、葉温 $25^\circ\text{C}$ では600、 $20^\circ\text{C}$ では $1000\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ にみられた(図1)。葉温と光合成速度の関係は、0mM NaCl区では葉温 $30^\circ\text{C}$ に最適値があり $35^\circ\text{C}$ では最大値が低下した。400mM NaCl区では $30^\circ\text{C}$ と $20^\circ\text{C}$ に光合成速度の最大値がみられ、塩処理に伴う低下がみられた(図1)。葉温の上昇とそれに伴う葉面飽差の増大によって、気孔伝導度は低下し逆に蒸散速度は増加することが確認された。塩処理による最大値の低下がみられ、葉温 $30^\circ\text{C}$ での気孔伝導度は処理区で27%も低下し、蒸散速度は44%も低下した。

メヒルギの“光-光合成曲線”をみると、0mM NaCl区においては、葉温 $35^\circ\text{C}$ では500付近に光飽和点がみられ、それ以下の葉温では $800\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近にみられた(図2)。400mM NaCl区においては、葉温に関係なく $800\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後に飽和点がみられ、塩処理による変化は無かった。葉温と光合成速度との関係をみると、両区共に葉温 $30^\circ\text{C}$ に最大値がみられ、処理によって最適温度は変化しなかった。気孔伝導度についてみると、葉温 $30^\circ\text{C}$ の場合、塩処理に伴い約

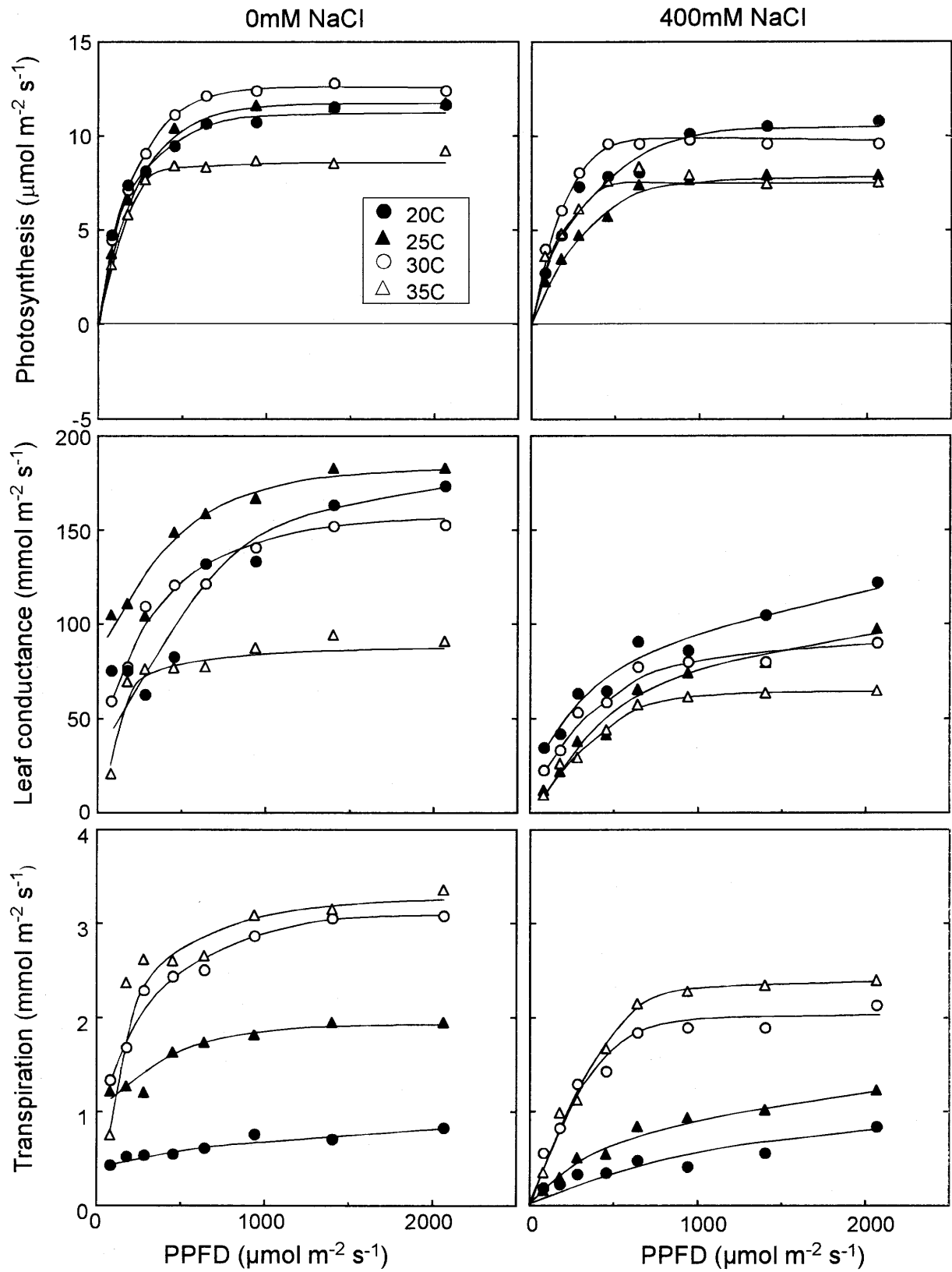


Fig. 1. Photosynthetic rate, leaf conductance, and transpiration rate as a function of photon flux density (PPFD) at different leaf temperature in *B. gymnorrhiza* grown at 0 and 400mM NaCl.

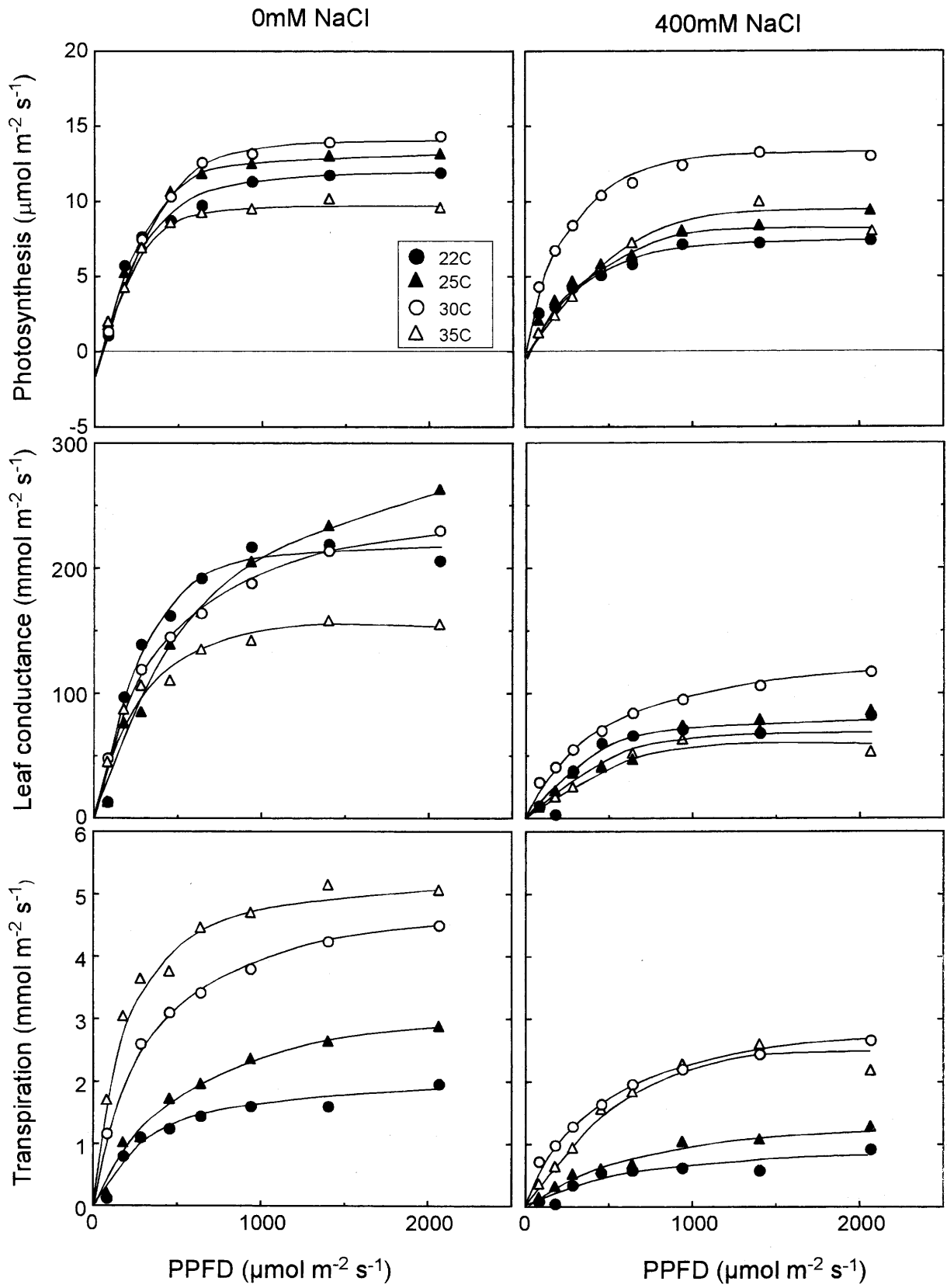


Fig. 2. Photosynthetic rate, leaf conductance, and transpiration rate as a function of photon flux density (PPFD) at different leaf temperature in *K. candel* grown at 0 and 400mM NaCl.

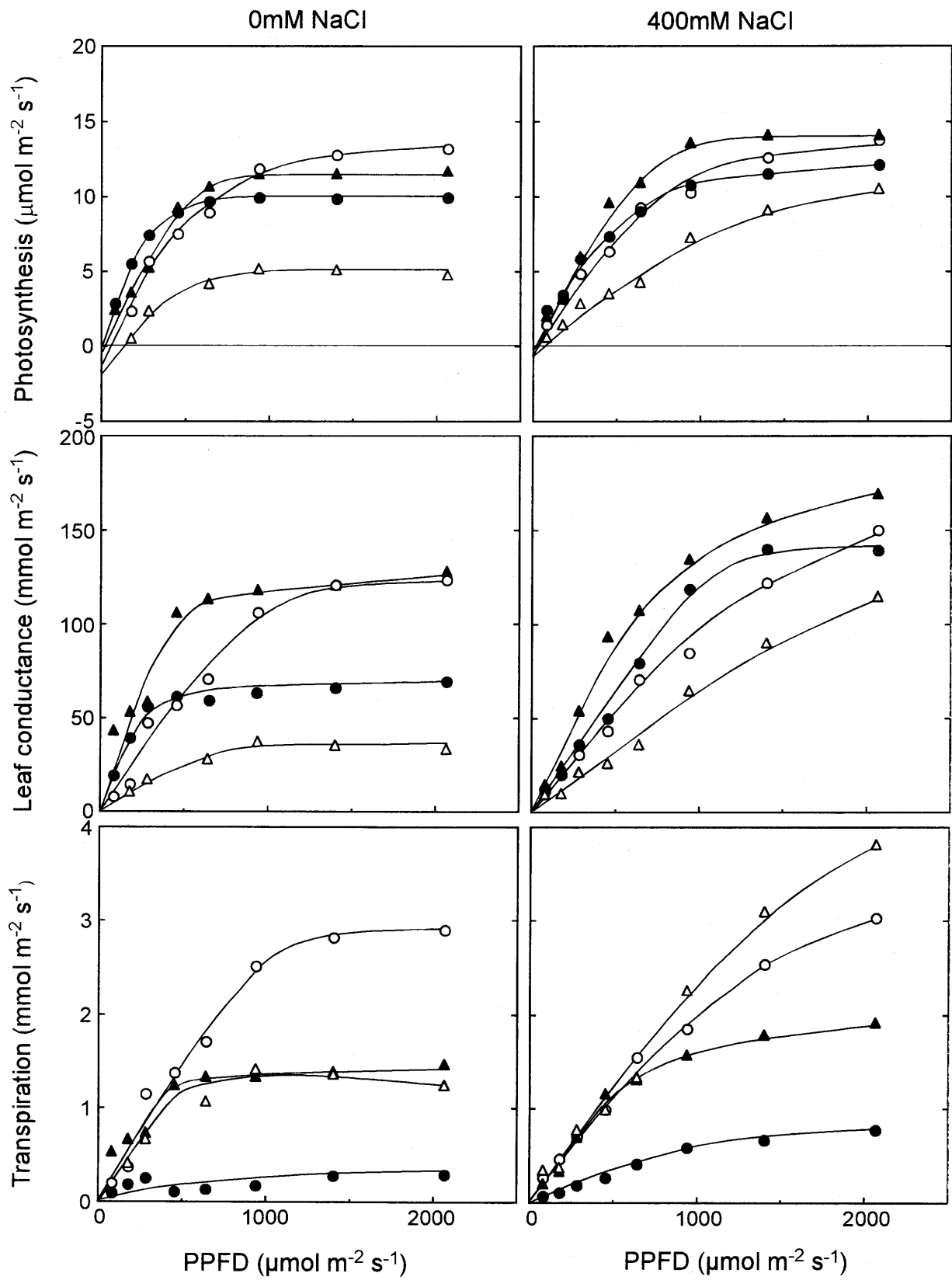


Fig. 3. Photosynthetic rate, leaf conductance, and transpiration rate as a function of photon flux density (PPFD) at different leaf temperature in *R. stylosa* grown at 0 and 400mM NaCl.

50%低下し、また、それに伴って蒸散速度も44%程低下した。

ヤエヤマヒルギの“光-光合成曲線”をみると、0mM NaCl区において光飽和点は各葉温で変動し、30℃では1400に、20℃と35℃では600に、25℃では $800\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近に認められた(図3)。一方、400mM NaCl区では、葉温20℃と25℃は $600\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 付近に飽和点がみられ、30℃では不飽和型となった。葉温と光合成速度との関係を見ると、0mM NaCl区では30℃に、400mM NaCl区では25℃と30℃に最適温度が認められ、処理による最大値の低下は認められなかった。しかし、葉温35℃では、塩処理により光合成速度の最大値が高くなることが認められた。気孔伝導度と蒸散速度についても、塩処理による最大値の増加がみられた。

塩処理がマングローブ3樹種の“CO<sub>2</sub>-光合成曲線”に与える影響

CO<sub>2</sub>濃度を0 ppmから徐々に上げると、光合成速度は直線的に増加し、その後、飽和に達し、変化しなくなる。C<sub>4</sub>植物の飽和点は300ppm付近に、C<sub>3</sub>植物のそれは600ppm付近にあることが知られている。また、この“CO<sub>2</sub>-光合成曲線”を測定し、葉内の生化学的な要因をインタクトな状態で判断することもできる。光合成速度とCO<sub>2</sub>濃度との関係を見ると、3樹種とも300ppmでは飽和しないC<sub>3</sub>植物の特徴を有していた(図4)。0mM NaCl区では、“CO<sub>2</sub>-光合成曲線”に差異がみられ、光合成速度の最大値はメヒルギに、以下ヤエヤマヒルギ、オヒルギの順であつた。400mM NaCl処理に

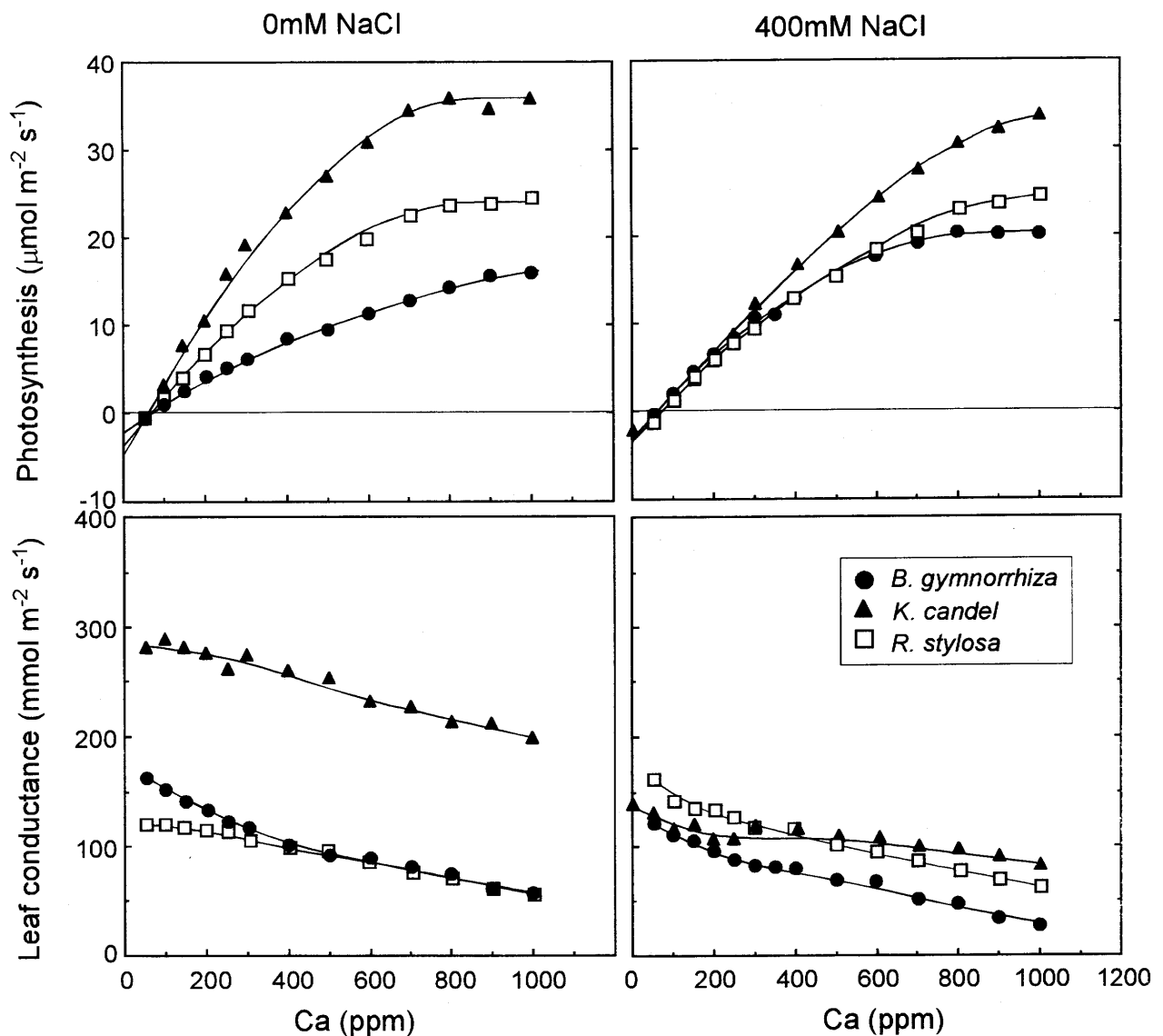


Fig. 4. Photosynthetic rate and leaf conductance as a function of ambient CO<sub>2</sub> concentration (Ca) in mangrove species grown at 0 and 400mM NaCl. Measurements were conducted 30℃ leaf temperature,  $1400\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD, and 20℃ dew point.



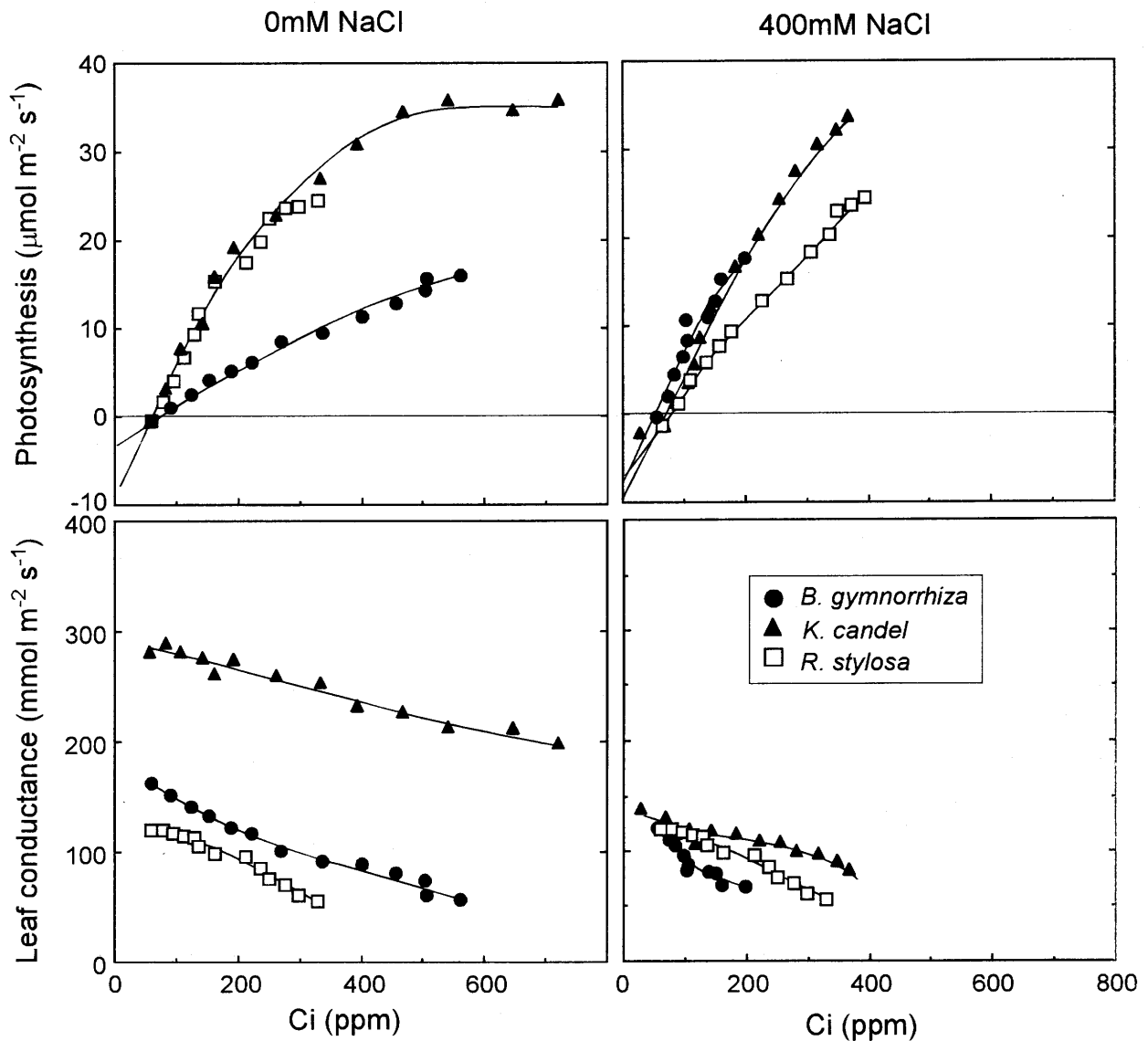


Fig. 5. Photosynthetic rate and leaf conductance as a function of Intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $\text{Ci}$ ) in mangrove species grown at 0 and 400mM NaCl. See Figure 4 for the measurements conditions.

伴う光合成速度の最大値の低下は、3樹種とも顕著ではなかった。 $\text{CO}_2$ 飽和点については、メヒルギとヤエヤマヒルギの0mM NaCl区では800ppm付近に、オヒルギは測定した範囲内では飽和点は観察されなかった。400mM NaCl区については、オヒルギが600ppm付近に飽和点が見られ、メヒルギとヤエヤマヒルギでは飽和に達しなかった。

葉内 $\text{CO}_2$ 濃度と光合成速度との関係でみると、0mM NaCl区では、メヒルギとヤエヤマヒルギはほぼ同一曲線上にあったが、メヒルギは500ppm付近に飽和点が見られたのに対し、ヤエヤマヒルギでは300ppm付近で飽和する傾向をみせたが、装置の関係でそれ以上の濃度は測定できなかった。一方、400mM NaCl処理区では、3樹種とも葉内 $\text{CO}_2$ 濃度の増加に

対して飽和しなかった(図5)。

次に、 $\text{CO}_2$ 濃度と気孔伝導度との関係を見ると、0mM NaCl区では、メヒルギの気孔伝導度は高く、400mM NaCl区では低下した(図4)。オヒルギ及びヤエヤマヒルギは、0mM NaCl区において、400ppmまでは両種間に差がみられたが、それ以上の $\text{CO}_2$ 濃度ではほとんど一致した。400mM NaCl処理によりオヒルギの気孔伝導度は低下したのに対し、ヤエヤマヒルギでは逆に増加した。この気孔伝導度の変化を葉内 $\text{CO}_2$ 濃度との関係でみると、各種とも直線的な低下を示し、400mM NaCl処理区ではメヒルギの値は著しく低下した(図5)。

葉内 $\text{CO}_2$ 濃度と光合成速度との関係の初期勾配を3樹種間

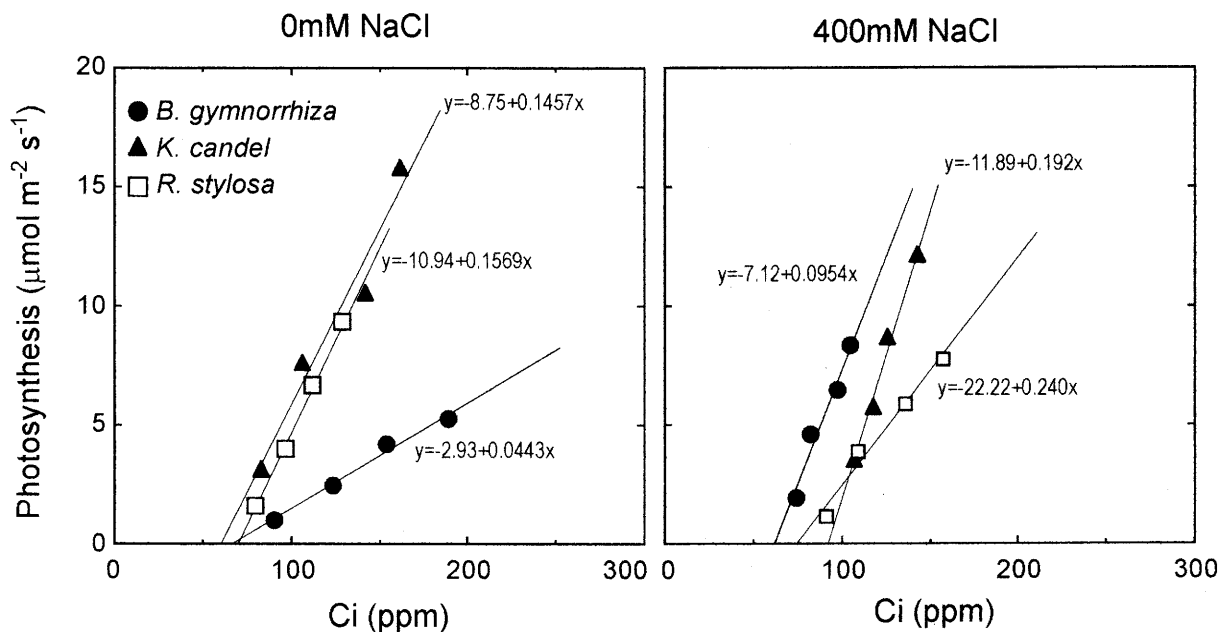


Fig. 6. Initial slope of  $A/C_i$  curves in mangrove species grown at 0 and 400mM NaCl.

で比較した。この初期勾配は $\text{CO}_2$ 固定酵素 (Rubisco) の活性程度を表し、インタクトな状態で葉内部の生化学が推定できるという非破壊計測方法である (図6)。0 mM NaCl区ではヤエヤマヒルギが0.16, メヒルギが0.15, オヒルギが0.04  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{ppm}^{-1}$ であった。400mM NaCl処理に伴い傾きが3樹種とも増加したが、その程度はヤエヤマヒルギで著しく、 $\text{CO}_2$ 固定系が塩処理により活性化されたと考えられる (図6)。

マングロープ樹種の根圏における塩分濃度の変動は、光合成速度よりも蒸散速度や気孔伝導度に対する影響が著しいと考えられる。そこで、塩処理による気孔伝導度の変化を、最大値と大気 $\text{CO}_2$ 濃度である350ppm時の気孔伝導度と比較検討した (図7, 表3)。メヒルギの気孔伝導度は塩処理に伴い350ppm時の値が0mM NaCl区に対して42%, 最大値においても48%であり、他種に比べて低下は著しい (図7, 表3)。また、ヤエヤマヒルギは、塩処理によって気孔伝導度が増加する傾向にあった。次に、最大値と350ppm時の気孔伝導度で比較すると、その低下程度はオヒルギが最も顕著で、0 mM NaCl区で最大値に対して70%, 400mM NaCl区では68%となった。オヒルギの場合、自然状態の気孔伝導度はポテンシャル値よりも抑制された状態にあると推察される。マヤブシキに関しては、塩処理による低下程度は小さく、自然条件下でも最大値の約80%の気孔伝導度を維持していると考えられる。

#### 400mM NaCl水溶液への浸水処理が光合成速度に与える影響

慶佐次川河口は潮の干満差が著しく、満潮時には幼植物体全体が冠水状態にあるのが観察された。そこで、人工的にマングロープの幼木を400mM NaCl水溶液に沈め、引き

上げ直後の光合成速度の変化について調べた。

オヒルギでは、冠水直前の光合成速度は8~10  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であり、葉身の水ポテンシャルも0 mM NaCl区で-1.33 MPa, 400mM NaCl区で-2.39MPaであった (図8)。2時間沈没させ後、引き上げ直後の水ポテンシャルは0 mM NaCl区では-1.36MPa, 400mM NaCl区では-2.36MPaで、冠水による影響はみられなかった。光合成速度については引き上げ後40分以内に冠水前の値に回復した。この期間は、冠水による気孔閉鎖と、引き上げ後、葉身を蒸留水で洗い、水分を拭き取る際の気孔への物理的刺激による気孔閉鎖からの回復時間であると考えられる。その後、光合成速度は徐々に低下し、午後6時の水ポテンシャルは、0mM NaCl区で-1.04MPaとわずかに増加したが、400mM NaCl区では-2.35MPaと冠水前及び後とほぼ同じ値であった。気孔伝導度については、光合成速度の動きに一致した。

メヒルギの光合成速度は、冠水直前は400mM NaCl区では高く安定していたが、0 mM NaCl区では気孔振動がみられた (図9)。葉の水ポテンシャルは、0 mM NaCl区で-1.58 MPa, 400mM NaCl区で-2.65MPaであった。2時間冠水状態におき、引き上げ直後の水ポテンシャルは0 mM NaCl区で-0.86MPa, 400mM NaCl区で-2.52MPaであり、著しい低下はみられなかった。光合成速度についても引き上げ後、両処理区ともオヒルギと同様に40分以内に回復することが認められた。光合成速度はピークに達した後、徐々に低下した。午後6時の葉の水ポテンシャルは、0 mM NaCl区で-1.05MPaを示し、400mM NaCl区では-2.60MPaと沈める前及び引き上げ後とほぼ同じであった。気孔伝導度については、光合成速度の動きに一致した。

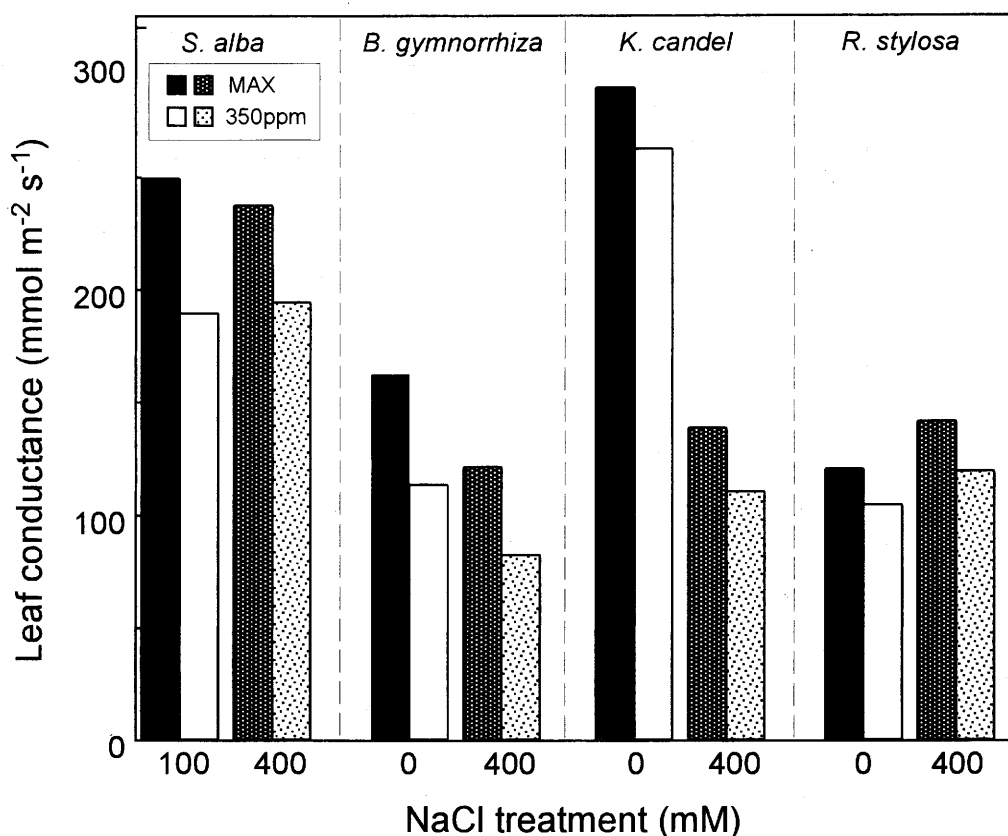


Fig. 7. Comparisons of leaf conductance between maximum value and that at 350 ppm of ambient CO<sub>2</sub> concentration. Data was drawing from Figures 4 and 5.

Table 3. Effects of NaCl treatment on the decreasing rate of leaf conductance.

Species	NaCl (mM)	Leaf conductance (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	
		MAX	at 350 ppm
<i>S. alba</i>	100	249.1	189.1 (76.1) <sup>a)</sup>
	400	236.7	194.0 (81.9)
<i>B. gymnorrhiza</i>	0	162.0	112.7 (69.5)
	400	121.0	81.8 (67.6)
<i>K. candel</i>	0	289.2	262.2 (96.6)
	400	138.5	109.5 (79.1)
<i>R. stylosa</i>	0	119.9	104.0 (86.7)
	400	141.2	119.0 (84.3)

Note: a) percent value to the maximum leaf conductance.  
 b) percent value to the 0 or 100 mM NaCl treatment.

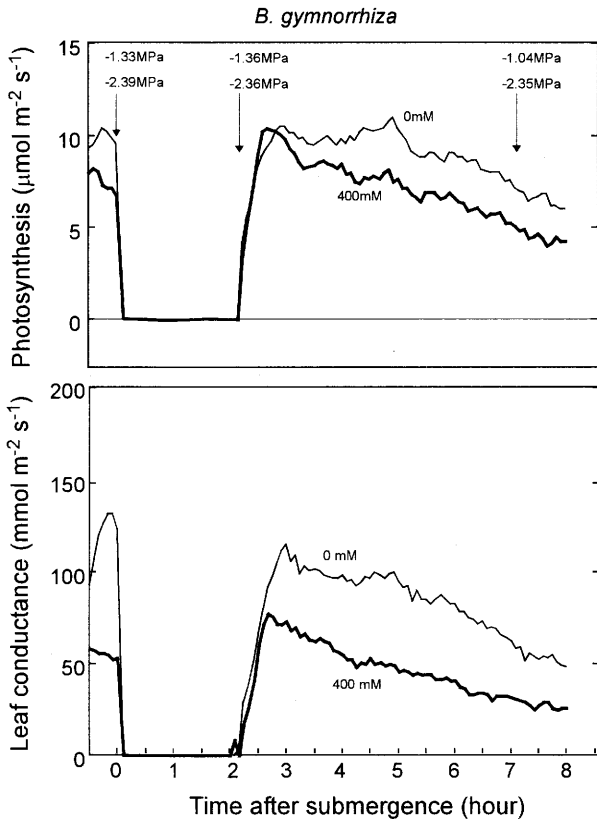


Fig. 8. Time changes in photosynthesis and leaf conductance after submergence treatment in *B. gymnorrhiza* grown at 0 and 400mM NaCl. Arrows in the figure indicate the time submerged the plant into 400mM NaCl solution.

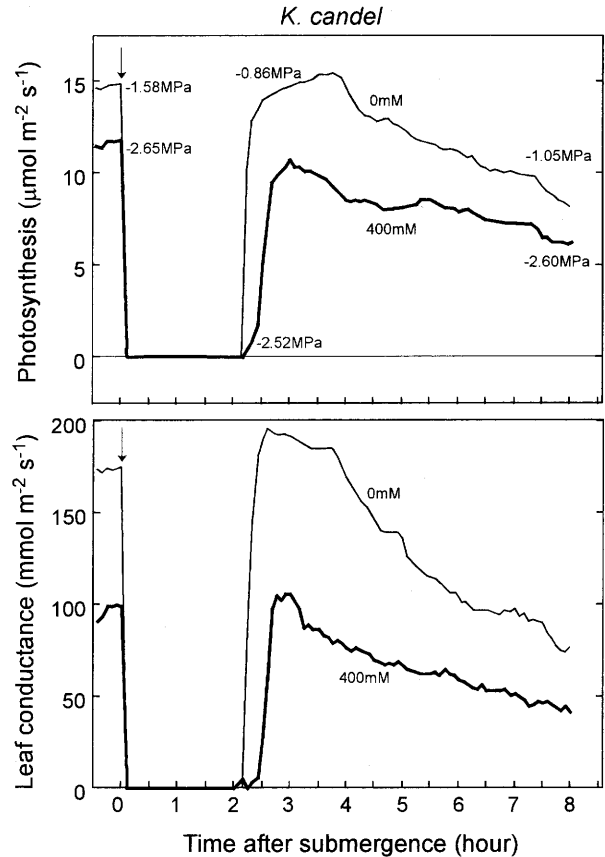


Fig. 9. Time changes in photosynthesis and leaf conductance after submergence treatment in *K. candel* grown at 0 and 400mM NaCl. Arrows in the figure indicate the time submerged the plant into 400mM NaCl solution.

## 考 察

沖縄本島に自生するオヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギの光合成特性を野外調査及びポット試験により明かにし、西表島における調査及び既報(川満ら, 1995, 1997, 2003)と比較しながら各樹種の耐塩性機構について考察する。

慶佐次川流域で測定した3種マングローブの光合成速度は、川満ら(1995)のポット試験における無処理区の値とほぼ一致した(表1)。メヒルギについては、調査当日が天候不順であったため、光合成速度の飽和点以上の光強度が得られず、若干低い値となった。しかし、光強度を考慮して比較したところ、処理前の値と一致した。この慶佐次川河口の値は、西表島の調査結果とも、メヒルギで若干低かったものを除けば、ほぼ一致する。従って、これらマングローブ樹種は、各々の塩分濃度環境の中で、種の持つ光合成の最大能力を発揮していることが確認された。ポット試験において、根系への塩処理濃度の増加が、光合成速度を低下させるとの報告もある(古谷, 1992)。しかし、自然条件下では、それぞれの種は、根圏の塩分濃度に関係なく高い光合成速度を維持している。この違いは、ポット試験の場合、

採取した胎生種子を、塩処理を行うまで水道水で生育させていることに起因すると考えられる。マングローブ樹種は、種子が発根する環境にある程度の塩分がない場合、それらが本来備えるべき耐塩機構を構築できないものと予想され、その影響は、光合成速度に顕著に表れる。しかし、植物体全体を400mM NaClに沈めた後の光合成速度及び気孔伝導度の反応は、塩処理の有無にかかわらず同様に回復した(図8, 9)。以上より、少なくとも地上部は外部の浸透圧の変化に対しても影響を受けないよう外部形態を変化させ、水道水のみで育成した植物においても同じであることが認められた。気孔伝導度及び蒸散速度については、西表島での調査(川満ら, 1997, 2003)と比較しても一定の傾向がみられなかった(表1)。これは、各々が生育する根圏の塩分濃度及び葉面の微気象が、光合成速度よりも気孔伝導度及び蒸散速度に対して大きく影響を与えるためと予想された。水利用効率と葉の水ポテンシャルについては、調査した慶佐次川流域の根系の塩濃度勾配に一致していた(表1)。下流域に分布するヤエヤマヒルギの葉の水ポテンシャルは低く、水利用効率は高いことが認められ、上流域に分布するメヒルギは水ポテンシャルが他の2種に比べて高く水利

用効率も低かった。川満ら (1995) は、ポット栽培の実験において、水利用効率と水ポテンシャルとの関係には種による差異があることを明かにし、ヤエヤマヒルギは水ポテンシャルの低下に伴い水利用効率を高め、オヒルギは逆に低下することを報告している。ヤエヤマヒルギが最河口付近の海水の影響が著しい所に分布域を拡大できた理由として、根圏の高塩濃度環境に対応するために葉身の水ポテンシャルの低下に敏感に反応し、水利用効率を高めたために水の無駄な消費を抑え、光合成速度を維持できたことが予想される。

自生マングローブ樹種から採取した葉身を用いてイオン分析を行ったところ、オヒルギの $K^+/Na^+$ 比は低いことが認められた (表2)。これは、オヒルギの特徴的な耐塩機構であると考えられる (川満ら, 1997)。慶佐次川流域に分布するマングローブ3樹種の葉の全窒素含量を比較すると、ヤエヤマヒルギが最も高く、続いてオヒルギ、メヒルギの順になった。これは、塩分濃度の最も高い河口付近に分布するヤエヤマヒルギの葉には全窒素含量が高く、上流域に分布するメヒルギは低いことになる。川満ら (1997) は、葉身の全窒素含量と $Na^+$ との間に高い相関関係があることを認めている。西表島の調査からも沿岸部の汽水の影響の少ないところに分布する種は、葉身の全窒素含量が高いことが確認された (川満ら, 2003)。しかし、オヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギについてみると、西表島では、メヒルギにその窒素含量が高く、これより、種の特徴ではなく、マングローブ樹種の根圏の塩分濃度に左右され、高塩環境下におかれると窒素の要求量が増加することが示唆される。

次に、マングローブ3樹種の“光-光合成曲線”及び“ $CO_2$ -光合成曲線”を検討する。まず、3樹種の光合成最適温度は $25\sim 30^\circ C$ にあった (図1)。オヒルギの光飽和点は、葉温の変化及び塩処理により多少変動し、葉温 $35^\circ C$ で飽和点は低くなり、塩処理に伴い $20^\circ C$ と $25^\circ C$ で高くなった。しかし、光飽和点は、概して $600\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 付近にあり、陰性植物のそれに近いことが窺えた (図1)。これは、沖縄におけるマングローブ林で、オヒルギが極相をなすことの一因と考えられる (中須賀ら, 1992)。メヒルギの光飽和点は、 $800\sim 1000\mu mol m^{-2} s^{-1}$ にみられ、既報 (川満ら, 1995) と一致した。また、葉温の変化及び塩処理による飽和点のずれは認められなかった。しかし、 $400mM NaCl$ 処理による最大光合成速度の低下はみられなかった。これには、本島北部、汀間の沼地で採取した幼齢木を材料として用いたことも関係し、塩分濃度に対する耐性がすでに備わっていたとも考えられる。ヤエヤマヒルギの光飽和点は、葉温 $30^\circ C$ では $1500\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 以上にみられ、葉温の変化による飽和点の移動が認められ、また、塩処理による飽和点の増加も認められた。

慶佐次川流域ではオヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギが塩濃度勾配に沿って分布している。3種の自然条件下での光合成特性は、既に報告されている結果とほぼ一致した (Cloughら, 1989; Andrewsら, 1985)。また、光合成最適温度は $25\sim 30^\circ C$ 付近にみられた。オヒルギの光飽和点が光

量子密度 $600$ 付近にありメヒルギ及びヤエヤマヒルギは $800\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 付近にみられた (図1~3)。これは、メヒルギ及びヤエヤマヒルギがパイオニア的樹種であり、オヒルギは、陰性植物であり沖縄では極相をなすという報告に一致する (中須賀ら, 1992)。最も河口よりの塩分濃度の影響が大きいところに分布するヤエヤマヒルギは、水ポテンシャルが低く水利用効率が高い。反対に上流域に分布するメヒルギは、水ポテンシャルが高く水利用効率は低いことが認められた (表1)。そこで、ポットに育成した各々の種に塩処理を施したところ、気孔伝導度に大きく種間差異がみられた。メヒルギは、光合成能力のポテンシャルとしては高いものを持っているが、根系が塩分環境におかれると気孔伝導度を大きく低下させた。

オヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギのポット試験については、胎生種子を水道水で育てるか、または多少の塩分を加えて育てるかによる光合成への影響が確認された。つまり、水道水で育てた場合、塩処理により光合成速度は低下するが (川満ら, 1995)、最初から塩処理をして育てた場合、自然条件下のデータから、塩濃度の変動は種によっては全く影響しないことが窺える。すなわち、マングローブ種は、種子から発根するときの場所による塩分の有無により、耐塩性の強弱が生じることが示唆される。しかし、 $400mM NaCl$ 水溶液に植物体を沈めた実験では、 $0mM$ 及び $400mM NaCl$ 処理区のどちらとも光合成には全く影響を及ぼさなかった。したがって、マングローブ種の形態は外部浸透圧の急激な変化に対しては、育てる環境に関係なく遺伝的に決定されていると考えられる。

ヒルギダマシ以外のマングローブ種の葉身からは、浸透圧調節物質であるプロリン及びグリシンベタインは検出されていない。根による塩分の排除能と葉身のイオンバランスは、塩類腺を持たないマングローブ種の耐塩性、つまりは、塩濃度勾配に沿った分布域を決定する上で重要な要因と考えられる。オヒルギは、葉身の $K^+/Na^+$ 比が低いことが西表島及び慶佐次川での調査で確認された。各種マングローブは、生育する根圏の塩分環境に適合するために、水利用効率を最大限高める方向で気孔伝導度及びそれに伴う蒸散速度が種による対応をしている一方で、光合成代謝部位の浸透圧調節については、各々が特異的な機構を備えているものと考えられるが、この点に関してはさらなる検討が必要である。

## 摘 要

慶佐次川流域において塩濃度勾配に沿って分布するオヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギについて、葉身のガス交換、水ポテンシャル、イオン、窒素吸収特性を調査した。次に、塩処理をしたポット苗を用いて、光量子密度、葉温、外気の $CO_2$ 濃度を厳密に制御し、光合成特性を明らかにした。結果の要約は以下のとおりである。

①慶佐次川流域に分布する4種のマングローブは、自然条件下において能力最大の光合成を行っていることが確認

- された。塩濃度が高い下流域に分布するヤエヤマヒルギは葉身の水ポテンシャルが低く、水利用効率は高かった。
- ②塩濃度が高い場所に生育するマングローブ樹種は、葉身の全窒素含量が高く耐塩性との関係が示唆された。オヒルギは、 $K^+/Na^+$ 比が低く特異的な浸透圧調節をしていることが示唆された。
- ③根圏への塩処理は、光合成速度よりも気孔伝導度に大きく影響を及ぼした。種間で比較するとメヒルギが最も大きく減少した。
- ④オヒルギ、メヒルギの植物体全体を400mM NaCl水溶液に沈めても、処理に関係なく光合成速度に影響を及ぼさなかった。

### 参考文献

- Andrews, T. J. and G. J. Muller 1985. Photosynthetic gas exchange of the mangrove, *Rhizophora stylosa* Griff., in its natural environment. *Oecologia* 65: 449-455.
- Ball, M. C. 1988. Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation growth, carbon partitioning, and salt balance. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 447-464.
- Ball, M. C. and G. D. Farquhar 1984a. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiol.* 74: 1-6.
- Ball, M. C. and G. D. Farquhar 1984b. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiol.* 74: 7-11.
- Ball, M. C., W. S. Chow and J. M. Anderson 1987. Salinity-induced potassium deficiency causes loss of functional photosystem II in leaves of the grey mangrove, *Avicennia marina*, through depletion of the atrazinbinding polypeptide. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 351-361.
- Ball, M. C., I. R. Cowan and G. D. Farquhar 1988. Maintenance of leaf temperature and the optimisation of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 263-276.
- Clough, B. F. 1984. Growth and salt balance of the mangroves *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. and *Rhizophora stylosa* Griff. in relation to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* 11: 419-430.
- Clough, B. F. and R. G. Sim 1989. changes in gas exchange characteristics and water use efficiency of mangroves in response to salinity and vapour pressure deficit. *Oecologia* 79: 38-44.
- Hibino, T., Yu-Ling Meng, Y. Kawamitsu, N. Uehara, N. Matsuda, Y. Tanaka, H. Ishikawa, S. Baba, T. Takabe, K. Wada, T. Ishii, and T. Takabe 2001. Molecular cloning and functional characterization of two kinds of betaine aldehyde dehydrogenase in betaine accumulating mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *Plant Mol Biol.* 45: 353-363.
- 川満芳信・北原良太・野瀬昭博 1995. 沖縄産マングローブの葉の光合成速度及び水ポテンシャルに及ぼすNaCl濃度の影響. *琉大農学報.* 42: 9-22.
- 川満芳信・川元知行・吉原 徹・村山盛一 1997. 植物体中の各種イオン動態からみたマングローブ3種の耐塩性の比較. *琉大農学報* 44: 91-105.
- 川満芳信・吉原 徹・徳丸慶太郎・上原直子 2003. マヤブシキ(*Sonneratia alba*)の葉のガス交換特性と $Na^+$ 含量. *琉大農学報* 50: 21-33.
- Lawton, J. R., A. Todd and D. K. Naidoo 1981. Preliminary investigations into the structure of the roots of the mangroves, *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorrhiza*, in relation to ion uptake. *New Phytol.* 88: 713-722.
- Moore, R. T., P. C. Miller, D. Albright and L. L. Tieszen 1972. Comparative gas exchange characteristics of three mangrove species during the winter. *Photosynthetica* 6: 387-397.
- Moore, R. T., P. C. Miller, J. Ehleringer and W. Lawrence 1973. Seasonal trends in gas exchange characteristics of three mangrove species. *Photosynthetica* 7: 387-394.
- 中須賀常雄 1979. マングローブ林の林分解析. *琉球大学農学報.* 26: 413-519.
- 中須賀常雄・岸本 司・森田周二 1993. ヒルギ科3樹種の光合成. マングローブを中心とした生態系の解明に関する研究. 平成4年度調査研究報告書. pp. 97-100.
- Smith, J. A. C., M. Popp, U. Luttge 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relations and gas exchange of mangroves. *New Phytol.* 111: 293-307.
- Waditee, R., T. Hibino, Y. Tanaka, T. Nakamura, A. Incharoensakdi, S. Hayakawa, S. Suzuki, Y. Futsuhara, Y. Kawamitsu, T. Takabe and T. Takabe 2002. Functional characterization of betaine/proline transporters in betaine-accumulating mangrove. *J. Biol. Chem.* 277(21): 18373-18382.