琉球大学学術リポジトリ

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

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): イオン, 光合成速度, マングローブ(オヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギ), 塩分処理
	キーワード (En): Ion, Mangrove (Bruguiera gymnorrhiza, Kandelia candel, Rhizophora stylosa), NaCl, Photosynthesis
	作成者: 川満, 芳信, 川元, 知行, 吉原, 徹, 村山, 盛一, Kawamitsu, Yoshinobu, Kawamoto, Tomoyuki, Yoshihara, Toru, Murayama, Seiichi
	メールアドレス:
	所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3697

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

川満芳信*・川元知行*・吉原　徹*・村山盛一*

Yoshinobu KAWAMITSU, Tomoyuki KAWAMOTO, Toru YOSHIHARA and Seiichi MURAYAMA: Comparisons of salt tolerance with reference to ion distribution in mangrove species

キーワード：イオン、光合成速度、マングローブ（オヒルギ、メヒルギ、ヤエヤマヒルギ）、塩分処理

Key Words : Ion, Mangrove(*Bruguiera gymnorrhiza, Kandelia candel, Rhizophora stylosa*), NaCl, Photosynthesis

Summary

Ion distribution within different tissues was investigated in Okinawan mangrove plants, (*Bruguiera gymnorrhiza, Kandelia candel, Rhizophora stylosa*), precultured for one month at 400 mM NaCl in greenhouse. In addition, leaf photosynthetic rates, specific leaf area, root dry weight were measured. Based on these results, the salt tolerant characteristics were compared among three species. Photosynthetic rates were more decreased at 400 mM NaCl in order of *Bruguiera gymnorrhiza, Kandelia candel*, and *Rhizophora stylosa*. The K^+/Na^+ ratio was lower in *Kandelia candel* as compared with other species.

Furthermore, ion contents were measured on different leaf position for six Okinawan mangrove species from natural habitat. Na^+ content of leaf blade was increased from top to base in all species measured. Nitrogen content of the leaves was higher in *Avicennia marina* than the other species.

緒　言

マングローブとは，熱帯および亜熱帯の潮間帯や汽水域などで優性な植生をもち，森林や低木林として群落を構成する植物の総称である．南西諸島の主要構成樹種は7種あり，沖縄本島では主にメヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの3種が分布する．西表島のマングローブ林の調査[3]では，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ていることが確認され，冠水頻度，泥土の物理性，土壌pHやEC，群落と微地形等の環境要因がこれら3種の群落配列や植生を決定すると言われている．一方，中須賀ら[12]は，沖縄本島の自然環境下のヒルギ3種の光合成特性を調べ，オヒルギは陰樹性が大きく，極相をなす要因を保持していると報告している．しかし，自然環境下におけるマングロー

＊琉球大学農学部生物生産学科

琉球大学農学部学術報告44：91～105(1997)

ブ3種の植生の違いだけでは，NaClに対する耐性機構を十分に説明できたとは言えない．

マングローブ樹種の耐塩性に関しては，水利用効率と葉の形態特性を調べた例[1,2]や放射性同位元素を用いて塩分の植物体への吸収を調べた例[10]がある．川満ら[7]は，3種マングローブの根系への塩分処理に対する光合成と葉の水水ポテンシャルの反応を調べ，NaCl耐性とその機能には種間差があることを明らかにした．他方，イオン動態からみた耐塩機構については，Werner and Stelzer[16]がオオバヒルギ(*R. mangle*)について報告しているが，沖縄地域に分布する3種マングローブを用いて耐塩性機構をイオン動態から論じた報告は無い．

そこで，本研究では，ポット栽培したメヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの根系へ400mM NaClを処理した後，各種イオンが各器官へどの様に取り込まれたかを調べ，耐塩性機構の違いについて検討した．また同時に，自然環境下において上記3種および最も塩分濃度の高い所に生育するマヤプシキ，ヒルギダマシについても葉のイオン含量の調査を行い，ポット実験と比較しながら耐塩性について検討した．

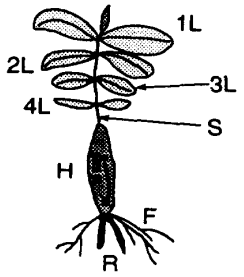
材料および方法

メヒルギ（*Kandelia candel* Druce）は，1995年5月2日西表島浦内川河口で樹に着生している完熟種子を，オヒルギ（*Buruguiera gymnorrhiza* Lamk.）は同年3月14日同場所で，ヤエヤマヒルギ（*Rhizophora stylosa* Griff.)は，1994年9月23日東村慶佐次の下流付近のヤエヤマヒルギ群落内に落下しているものを採集した．採集した胎生種子は，バーミキュライトを詰めたバットに植え，水道水のみを与えガラス室内で育苗した．発芽後，灰色土(ジャーガル):ピートモス:腐葉土の混合土壌(2:1:1(v／v))を詰めた1／5000aワグネルポットに移植した．施肥は液体肥料を4日毎に与え，ガラス室内で育成した．液体肥料の組成は，6mM $Ca(NO_3)_2$，10mM KNO_3，2mM KH_2PO_4，2mM $MgSO_4 \cdot 7H_2O$，25 μM H_3BO_4，10 μM $MnSO_4$，2 μM $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$，0.5 μM H_2MoO_4，0.1mM $FeC_6H_5O_7$であった．

実験は1995年11月17日から開始した．先ず，根系へのNaCl処理が植物体の生理機能に与える影響を調べるため，供試材料を実験室に持ち込み，個葉の光合成速度を測定した．測定後，無処理区とNaCl処理区の2区に分け，処理を開始した．無処理区は液体肥料のみを4日毎に与えた．NaCl処理区は，液体肥料にNaClを混合したものを処理液とし，7日毎に100mMずつNaCl濃度を上げ，400mMに達した後その濃度を維持した．処理液の減少分は液体肥料で補った．処理液の交換は，日没後にポットの水抜き用ゴム栓を外し，内部の処理液を抜いた後，水道水を土壌表面まで注ぎ，同様の作業を2度繰り返した．その後，新しい処理液を注ぎ，液の交換を完了した．処理開始後5週目に，処理前と同様に葉の光合成速度を測定した．

光合成速度の測定：個葉の光合成速度は，通気式の同化箱法で測定した[7]．測定条件は，葉温30±1℃，相対湿度57±3%，光量子密度1233 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$とし，第1展開葉を中心に測定した．

イオン分析：分析方法は，Werner & Stelezer[16]の方法を一部改良して行った．光合成速度を測定した後，植物体をポットから慎重に取り出し，蒸留水で洗浄した後，8部位に分割した(第1図)．葉は，光合成速度を測定した葉を第1完全展開葉とし，最下位葉および中位葉から展開葉を2つ選び，合計4部位とした．茎は，最下位葉と胚軸との間とし，最下位節も含めた．以上，地上部は胎生種子で



第1図．供試材料のサンプリング部位
L：葉（4部位に分割）
S：茎，　H：胚軸
F：細根，　R：主根

あった胚軸を含め6部位とした．また，地下部は細根(fine root)，主根(rough root)の2部位とし，3度蒸留水で洗浄した．解体後，素早く葉面積を測定した．その後，各部位を80℃で48時間以上乾燥し，乾物重をそれぞれ計量した．

イオン抽出は，乾燥粉末を0.05〜0.25g秤量し，カチオンは0.5%硝酸，アニオンは超純水をそれぞれ一定量加え，80℃のウォーターバス内で24時間行った．その後，濾紙(No.2)で濾過し，一定量に希釈した後，更に濾過(口径0.45μm)し，イオンクロマトグラフィー(DX-Q，DIONEX社)でそれぞれ分析した．カチオン(Na^{-}，K^{-}，Mg^{2-}，Ca^{2+}，NH^{4-})の分析には，ガードカラム(IonPac CG12)，分離カラム(IonPac CS12)を用い，溶離液には20mMメタンスルホン酸を使用した．アニオン(Cl^{-}，F^{-}，PO_4^{3-}，SO_4^{2-}，Br^{-})の分析には，ガードカラム(IonPac AG4A-SC)，分離カラム(IonPac AS4A-SC)を用い，溶離液には4mM Na_2CO_3および1.5mM $NaHCO_3$を使用した．それぞれの溶離液の調整には，Milli-RX(ミリポア社製)で精製した超純水を使用した．

窒素分析：各部位の全窒素の含量は，N／Cアナライザー(NC-90，島津)で分析した．試料は，イオン分析に用いたものと同様の乾燥粉末を0.03g用いた．供試材料は，4部位に分割した葉から第1展開葉と最下位葉の2枚を選び，合計6部位について分析した．また，自然環境下で採取したマングローブ樹種の葉についても同様に分析した．

調査地：葉位毎のイオン含量の差異を明らかにするため，1995年5月6日，東村慶佐次川の下流付近からメヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギ，および中流付近からメヒルギの葉をそれぞれ葉位毎に採集し，イオン分析に供した．また，同年10月17日および10月23日，慶佐次においてメヒルギは上流付近，オヒルギは中流付近，ヤエヤマヒルギは下流付近と，それぞれを群落毎に同様の方法で葉を採集し，イオン分析および窒素分析を行った．窒素分析には，第1展開葉と最下位葉および中位葉から2枚選び，計4枚を用いた．

1995年8月20日には西表島浦内川河口付近で，メヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギ，ヒルギダマシ(*Avicennia marina* (Fork.) Vierh.)を，西表島由布でマヤプシキ(*Sonneratia alba* J. Smith)をサンプリングした．メヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギは主に第1展開葉を，ヒルギダマシ，マヤプシキは各葉位に分けて採取した．採取した葉は，翌日実験室に持ち帰り乾燥後イオン分析に供した．ヒルギダマシおよびマヤプシキについては，窒素分析も行った．ヒルギダマシは若い葉を10枚，古い葉を10枚それぞれまとめて粉砕し，乾燥粉末とし窒素分析に用いた．マヤプシキは，第1展開葉と最下位葉および中位葉から2枚選び，計4枚を窒素分析に用いた．

結　果

1．根系へのNaCl処理がマングローブ3種のガス交換速度，比葉面積および根乾物重に与える影響

第1表には，400mM NaCl処理に伴う3種マングローブの光合成速度の変化を示した．無処理区(0mMNaCl)における3種の光合成速度は，メヒルギで高く，ヤエヤマヒルギ，オヒルギの順に低下した．400mM NaCl処理区の光合成速度は，無処理区に対して3種とも低下した．その光合成速度の低下割合は，メヒルギが55%，オヒルギが65%，ヤエヤマヒルギが68%となり，NaCl処理に伴いメヒルギの低下が著しかった．

第1表．400mM NaCl処理に伴う3種マングローブの光合成速度の変化

種　名	NaCl (mM)	光合成速度 (μmol·m⁻²·s⁻¹)
メヒルギ (*K. candel*)	0	15.46±0.22
	400	8.43±0.23 (55)
オヒルギ (*B. gymnorrhiza*)	0	8.84±0.87
	400	5.57±1.10 (65)
ヤエヤマヒルギ (*R. stylosa*)	0	12.70±0.96
	400	8.29±0.77 (68)

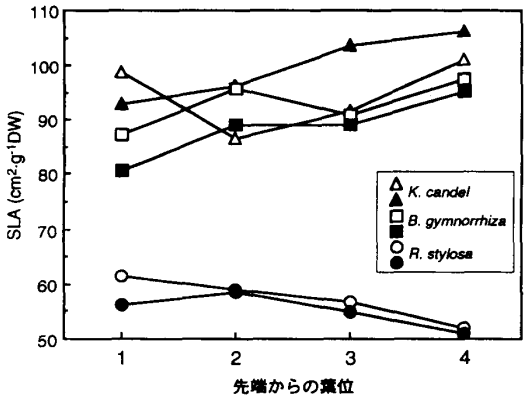
注：( )内は対照区に対する%を表わす．処理期間は35日間．
測定条件は，葉温30±1°C，相対湿度57±3%，光量子密度1233μmol·m⁻²·s⁻¹であった．

第2図は，両処理区における3種の比葉面積を比較したものである．比葉面積とは，

第2表.　400mM NaCl処理後の3種マングローブの根の乾物重

種　名	NaCl (mM)	細根 (mg)	主根 (mg)
メヒルギ (*K. candel*)	0	0.49	0.57
	400	0.64±0.21(131)	0.98±0.07 (171)
オヒルギ (*B. gymnorrhiza*)	0	0.73±0.29	1.15±0.37
	400	0.63±0.05 (86)	1.63±0.36 (142)
ヤエヤマヒルギ (*R. stylosa*)	0	1.54±0.10	0.39±0.11
	400	1.42±0.11 (92)	0.28±0.12 (72)

注：( )内は対照区に対する%を表わす．処理期間は35日間．



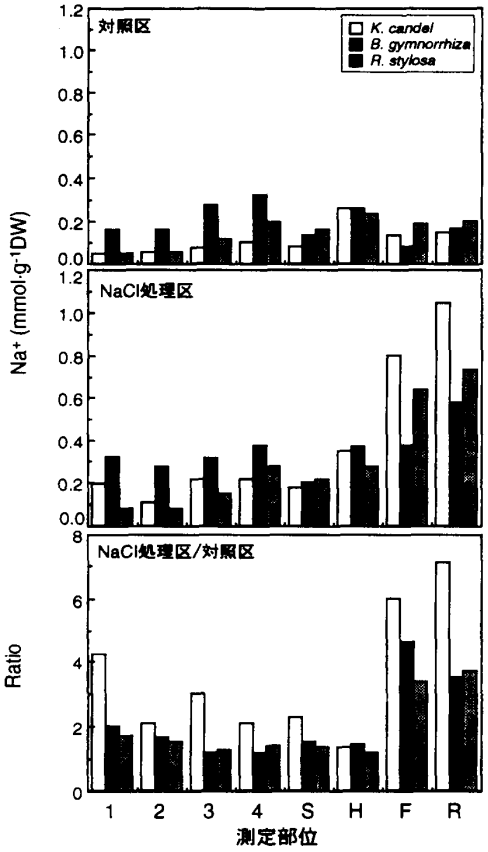
第２図．３種マングローブの400mMNaCl処理に伴う比葉面積（ＳＬＡ）の変化．白ぬきは対照区を示す．

葉面積を乾物重で除した値で，値が小さい程葉が厚い．３種間で比較すると，ヤエヤマヒルギの葉が最も厚く，オヒルギ，メヒルギの順に薄くなる傾向がみられた．また，ヤエヤマヒルギは下位葉程厚くなる傾向がみられ，オヒルギおよびメヒルギは逆に薄くなる傾向がみられた．NaCl処理の影響をみると，ヤエヤマヒルギ，オヒルギは処理に伴って若干厚くなったが，メヒルギは逆に薄くなった．

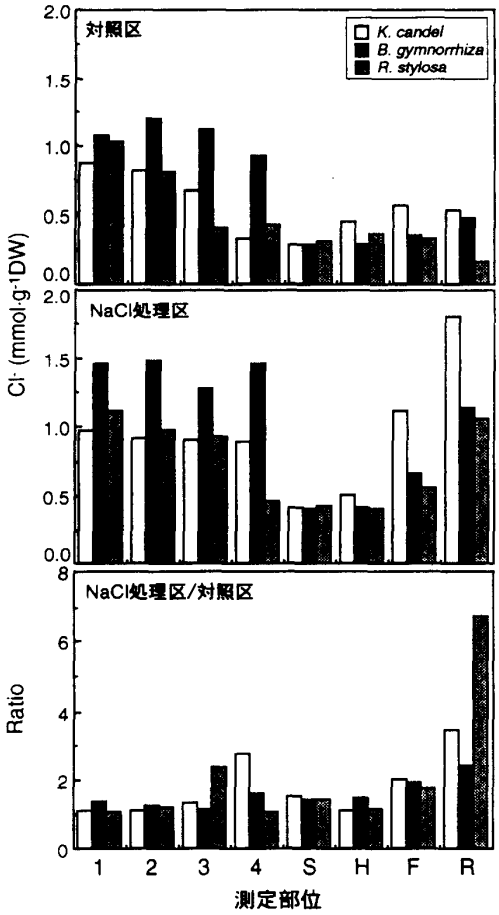
NaCl処理が３種マングローブの根系の乾物重に与える影響を比較した(第２表)．細根は両処理区においてヤエヤマヒルギが最も高い値を示した．無処理区に対する割合はメヒルギが131%と最も高く，オヒルギは86%，ヤエヤマヒルギは92%であった．主根は，両区においてオヒルギが最も高く，ヤエヤマヒルギは低い値を示した．それぞれの無処理区に対する比は，メヒルギが171%と高く，ヤエヤマヒルギは72%と低い値を示した．細根に対する主根の乾物重比はオヒルギが最も高く，また，無処理区に対しては160%と高かった．

２．植物体各部位における各種イオンと全窒素含量

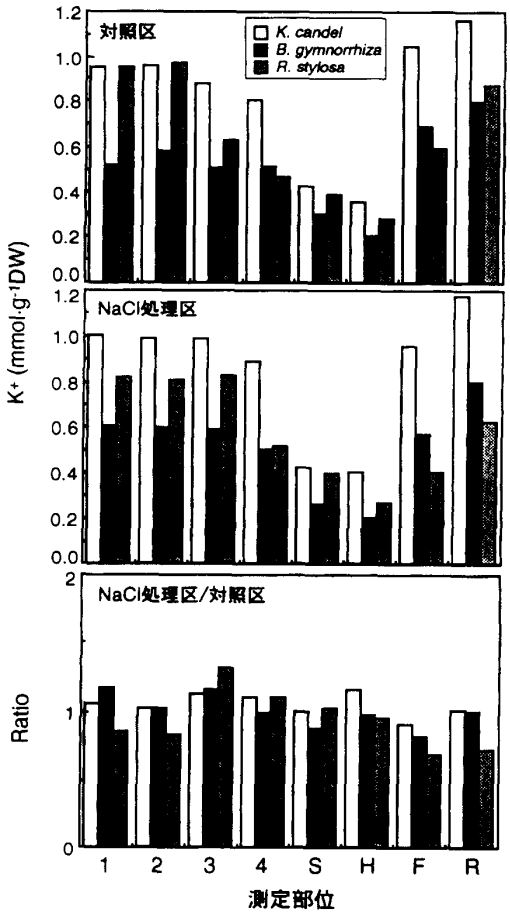
定量したイオンは，全部で10種類であったが，F^-，Br^-は植物の生育への影響が少ないと考えられ，残り８種類のイオンについて結果を述べる．第３図は，Na^+の各部位の含量および無処理区に対する処理区の比である．葉部においては，両区ともにオヒルギで高く，ヤエヤマヒルギは最も低かった．また，ヤエヤマヒルギは下位葉になるにつれ含量が高くなる傾向がみられた．根では，処理区においてメヒルギ，ヤエヤマヒルギ，オヒルギの順に高い値を示した．茎，胚軸では有意な差は認められなかった．一方，無処理区に対する処理区の比(以下，増減率と略す)で３種を比較すると，葉部でメヒルギが平均2.9倍と高く，オヒルギ，ヤエヤマヒルギは1.5倍であった．根においてもメヒルギが高く，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの順となった．オヒルギは，主根の比が細根に比べて低く，他の２種とは異なる反応を示した．



第3図.　対照区及び400mM NaCl処理区のNa^+含有量と対照区に対する処理区の比．
測定部位については第1図を参照せよ．



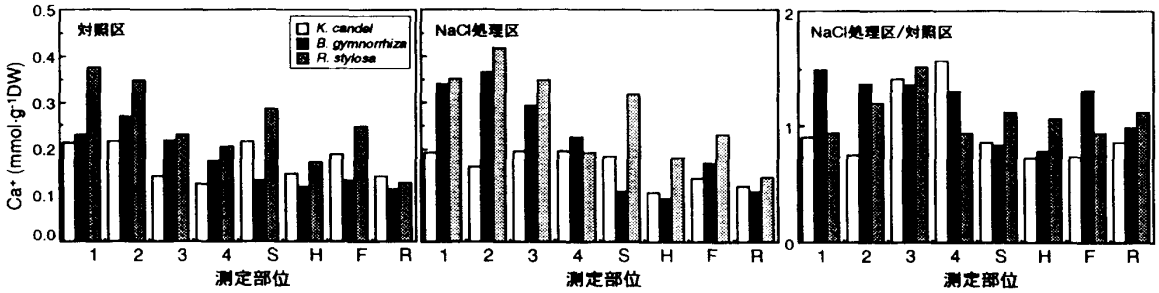
第4図. 対照区及び400mM NaCl処理区のCl^-含有量と対照区に対する処理区の比. 測定部位については第1図を参照せよ.



第5図. 対照区及び400mM NaCl処理区のK^+含有量と対照区に対する処理区の比. 測定部位については第1図を参照せよ.

第4図には，Cl^-の各部位における含量および増減率を示した．葉部においては両区ともオヒルギが高い値を示した．根ではメヒルギが両区とも高い含量を示し，ヤエヤマヒルギは無処理区の主根が最も低かった．一方，増減率で3種を比較すると，ヤエヤマヒルギの主根が著しく高い値を示した．3樹種とも根において増加がみられた．葉部に関しては下位葉でメヒルギ，オヒルギが増加したものの，第1展開葉では1.1であった．

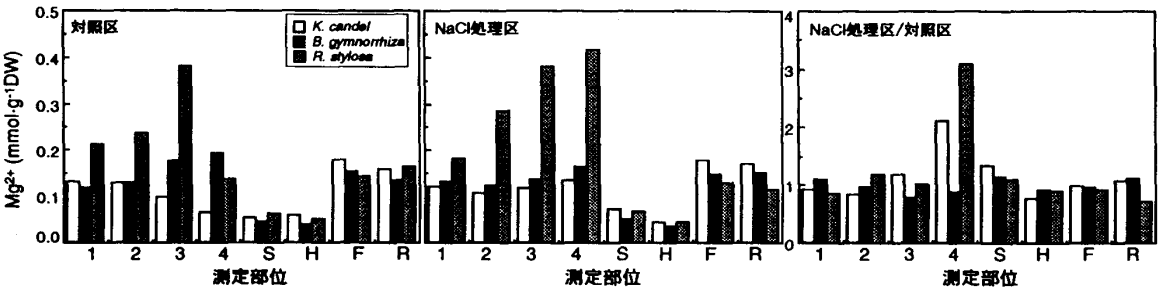
第5図に，K^+の各部位における含量および増減率を示した．葉部で，両区ともにオヒルギが低かった．メヒルギは両区ともに高い含量を示し，根において著しく高かった．増減率で比較すると，NaCl処理に伴って3種とも目立った増加はみられず，ヤエヤマヒルギは若干減少する傾向がみられた．



第6図. 対照区及び400mM NaCl処理区のCa^{2+}含有量と対照区に対する処理区の比. 測定部位については第1図を参照せよ.

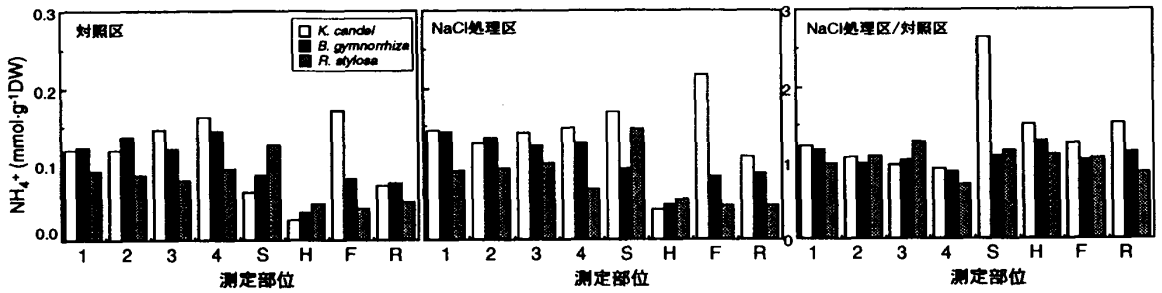
第6図は，Ca^{2+}の各部位における含量および増減率を示している．葉部で3種を比較すると両区でヤエヤマヒルギが高く，メヒルギは最も低い含量であった．また，茎ではヤエヤマヒルギが著しく高い値を示した．根においては，3種とも主根に比べ細根で高かった．一方，葉部の増減率はオヒルギが第1展開葉から下位葉にかけてほぼ一定で，メヒルギ，ヤエヤマヒルギは下位葉にむかって増加する傾向がみられた．根系では，オヒルギの細根で僅かに増加がみられた．

第7図は，Mg^{2+}の各部位における含量および増減率を示している．葉部において，ヤエヤマヒルギは両区ともに高い含量を示し，処理区では下位葉にむかって増加する傾向がみられ，オヒルギも同様であった．根系では，3種とも細根と主根の間に差はみられなかった．処理区では，メヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの順で高い値を示した．一方，増減率で比較すると葉部において，ヤエヤマヒルギ，メヒルギが最下位葉で高い値を示したものの，他に目立った動きはみられなかった．



第7図．対照区及び400mM NaCl処理区のMg^{2+}含有量と対照区に対する処理区の比．測定部位については第1図を参照せよ．

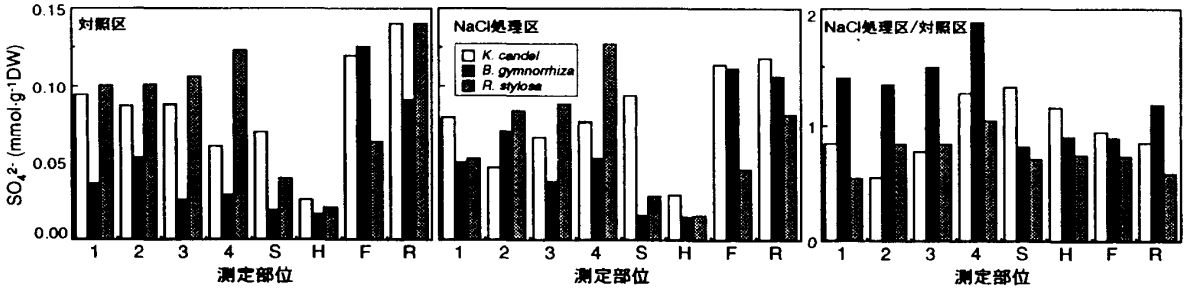
第8図は，NH^{4+}の含量および増減率を示している．葉部では，両区ともにヤエヤマヒルギが低い含量で推移した．メヒルギは胚軸で最も低いものの，細根および処理区の茎で高い値を示した．増減率では，メヒルギの茎で著しい増加がみられ，胚軸および根においても増加がみられた．



第8図．対照区及び400mMNaCl処理区のNH_4^+含有量と対照区に対する処理区の比．測定部位については第1図を参照せよ．

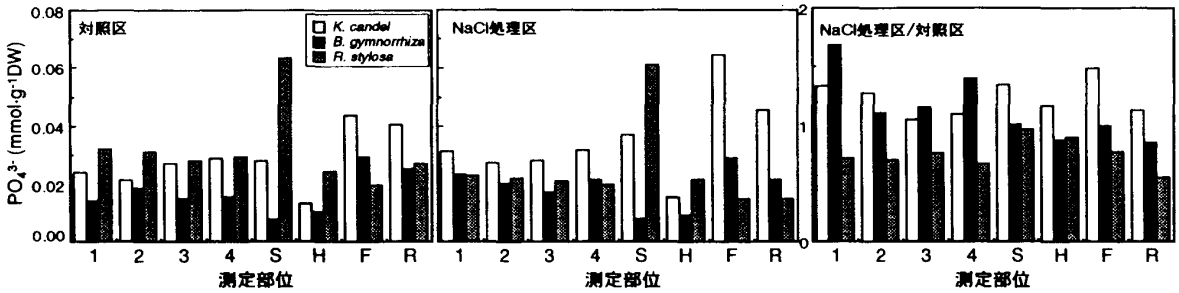
第9図は，SO_4^{2-}の含量および増減率を示している．葉部の含量は，両区ともオヒルギで低く，ヤエヤマヒルギで高かった．茎ではメヒルギが両区ともに著しく高かった．根では，無処理区でオヒルギの主根が細根に比べ低く，ヤエヤマヒルギの細根は3種間で最も低い値を示した．処理区では，ヤエヤマヒルギが両根ともに低下した．一方，増減率では葉部においてオヒルギが増加したのに対して，メヒルギは最下位葉，茎および胚軸で若干増加がみられるものの減少傾向にあった．ヤエヤマヒルギについても同様であった．

第10図は，PO_4^{3-}の各部位における含量および増減率を示している．葉部において無処理区ではオヒルギが最も低く，処理区ではメヒルギが最も高い含量を示した．茎，胚軸においてはヤエヤマヒルギが



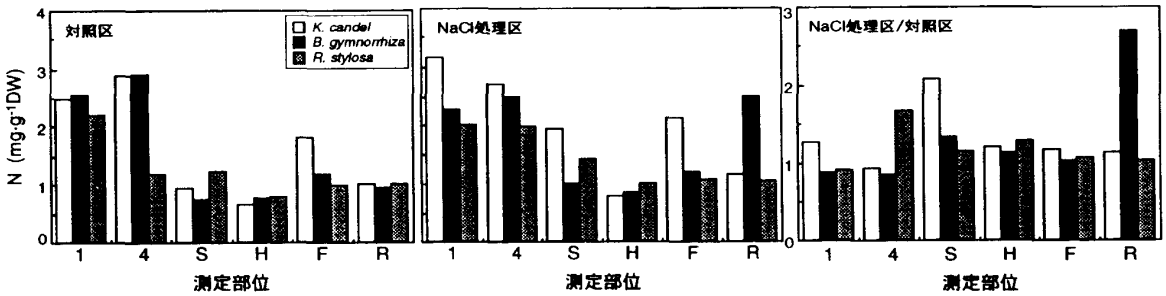
第9図．対照区及び400mM NaCl処理区のSO_4^{2-}含有量と対照区に対する処理区の比．測定部位については第1図を参照せよ．

高く，オヒルギは最も低い含量を示した．根では，メヒルギが両区ともに高く，ヤエヤマヒルギは最も低い含量であった．増減率では，全体的にヤエヤマヒルギが減少傾向にあり，オヒルギは葉部で増加したものの，他に目立った増減は認められなかった．メヒルギは，全体的に増加する傾向にあった．



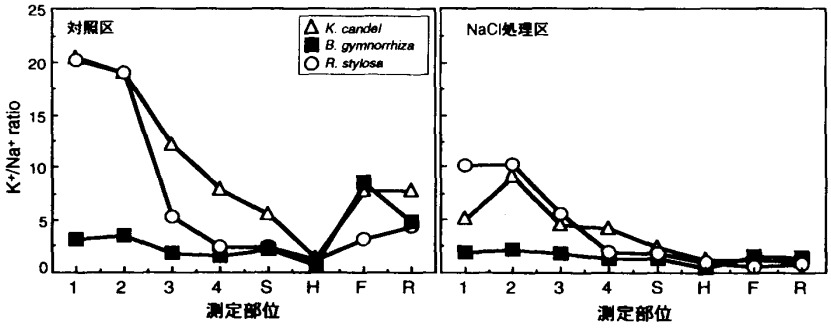
第10図．対照区及び400mM NaCl処理区のPO_4^{3-}含有量と対照区に対する処理区の比．測定部位については第1図を参照せよ．

第11図には，各部位の全窒素の含量およびその増減率を示した．葉部で3種間の比較をすると，両区でヤエヤマヒルギが最も低い含量を示した．メヒルギは処理区で高い含量を示し，オヒルギは両区ともに最下位葉で高かった．茎では処理区でメヒルギが高い値を示した．根においては，両区ともに細根でメヒルギが高く，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの順となった．処理区では，オヒルギが著しく高い値を示した．増減率は葉部において，第1展開葉ではメヒルギで，最下位葉ではヤエヤマヒルギでそれぞれ増加を示し，茎ではメヒルギで著しく増加した．また根系では，オヒルギの主根が際立って増加した．



第11図．対照区及び400mM NaCl処理区のN含有量と対照区に対する処理区の比．測定部位については第1図を参照せよ．

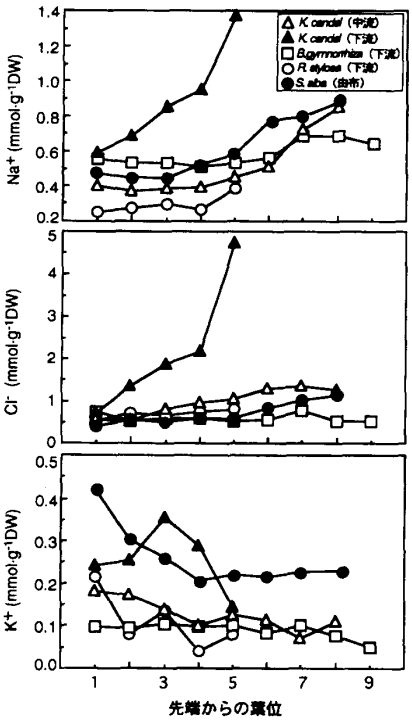
第12図は，細胞の浸透圧調節の指標となるK^+／Na^+比を両区で比較したものである．無処理区でメヒルギ，ヤエヤマヒルギは第1展開葉を最高に胚軸に向かって減少する傾向がみられたのに対し，オヒルギは低い値で推移した．根でもオヒルギの主根で低く，他の2種とは異なる反応を示した．



第12図．400mM NaCl処理に伴う3種マングローブの各器官におけるK^+/Na^+比の変化．測定部位については第1図を参照せよ．

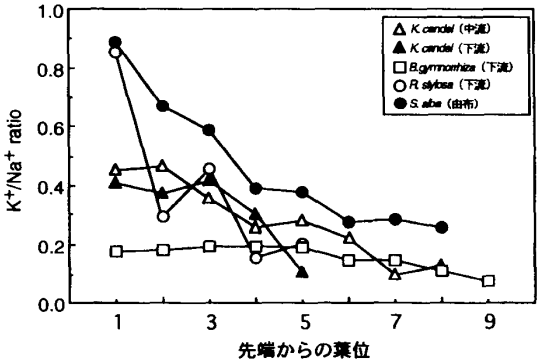
また，処理区の葉部においてもオヒルギは，他の2種に比べ低い値で推移した．根では，他の部位に比べ3種とも低い値を示したが，中でもオヒルギが僅かに高い値を示した．

第13図には，自然環境下(東村慶佐次川および西表島由布)でサンプリングしたマングローブ各種の葉位別Na^+，K^+，Cl^-含量を示した．全体的に，Na^+は下流のメヒルギで高く，ヤエヤマヒルギでは低かった．また，中流域のメヒルギは，下流に比べて低かった．オヒルギ，マヤプシキはヤエヤマヒルギに比べ高くなる傾向を示した．各種とも下位葉になるにつれ値が高くなる傾向がみられた．Cl^-は下流で採取したメヒルギで著しく高く，また，中流域で採取したメヒルギでも高く推移した．オヒルギは第1展開葉で高い値を示し，下位葉に向かってほぼ一定に推移した．ヤエヤマヒルギは，上位葉で高い値を示したが，下位葉ではメヒルギに比べ低く推移した．マヤプシキは，下位葉に向かって高くなる傾向を示した．K^+はマヤプシキで高く，また，下位葉に向かって減少する傾向が見られた．慶佐次の3種間で比較すると，下流のメヒルギが高く，中流のメヒルギもオヒルギ，ヤエヤマヒルギに比べ高かった．オヒルギは最も低く，最下位葉で幾分減少した．オヒルギ以外の種は，下位葉に向かって減少する傾向がみられた．



第13図．自然環境下のマングローブ各種の葉位における各イオン含量の変化．調査は1995年5月6日，東村慶佐次川で行った．*S. alba* は同年8月20日，西表島由布で行った．

第14図には，第13図の結果からK^+／Na^+比を計算し示した．マヤプシキではK^+／Na^+比が最も高く，葉位が進むと減少し，ヤエヤマヒルギは第1展開葉で高く，下位葉にむかって減少する傾向がみられた．メヒルギは採取地間に大きな差はみられなかったが，中流域で採取したサンプルが高い値を示した．オヒルギは最も低く推移した．オヒルギ以外のK^+／Na^+比は，葉位が進むほど減少する傾向にあり，オヒルギは葉位に関係なく一定に推移した．



第14図．自然環境下のマングローブ各種の葉位におけるK^+ / Na^+比の変化．調査日，場所は第11図と同じ．

次に，西表島浦内川河口付近の3種について，第1展開葉のイオン含量およびK^+/Na^+比で比較した(第3表)．Na^+は，メヒルギ，オヒルギで高く，ヤエヤマヒルギでは最も低い値を示した．Cl^-は，ヤエヤマヒルギで著しく高く，ポット実験の結果とは異なった．K^+では，オヒルギで著しく低く，ヤエヤマヒルギが最も高い値を示した．Ca^{2+}では，メヒルギにおいて低い値が観察された．Mg^{2+}は，ヤエヤマヒルギ，オヒルギで高く，メヒルギで最も低い値を示した．NH^{4+}では，メヒルギで高く，オヒルギ，ヤエヤマヒルギでは低かった．SO_4^{2-}，PO_4^{3}においては，オヒルギで低い結果が得られた．一方，K^+/Na^+比はヤエヤマヒルギで最も高く，オヒルギで最も低く，東村慶佐次の結果と類似していた．

第3表．自然環境下のマングローブ3種の葉における各種イオン含量の比較．

	イオン	メヒルギ (*K. candel*)	オヒルギ (*B. gymnorrhiza*)	ヤエヤマヒルギ (*R. stylosa*)
カチオン	Na^+	0.577	0.575	0.506
	NH_4^+	0.065	0.047	0.046
	K^+	0.206	0.082	0.229
	Mg^{2+}	0.137	0.192	0.226
	Ca^{2+}	0.056	0.102	0.106
	K^+/Na^+	0.357	0.143	0.453
アニオン	Cl^-	0.549	0.796	1.108
	SO_4^{2-}	0.078	0.039	0.087
	PO_4^{3-}	0.019	0.011	0.022

注：データは葉10枚の平均値（mmol·g⁻¹DW）．調査は，浦内川河口付近で，1995年8月20日に第1展開葉を中心に採取した．

第4表．自然環境下の群落毎に採集した，マングローブ各種の葉位におけるイオン及び全窒素含有量の比較．

イオン	メヒルギ* (*K. candel*)	オヒルギ* (*B. gymnorrhiza*)	ヤエヤマヒルギ* (*R. stylosa*)	マヤプシキ** (*S. alba*)	ヒルギダマシ*** (*A. marina*)
カチオン					
Na^+	0.527±0.034	0.909±0.232	0.729±0.045	0.586±0.175	1.250±0.163
NH_4^+	0.062±0.006	0.027±0.007	0.022±0.004	0.061±0.022	0.085±0.005
K^+	0.166±0.049	0.156±0.042	0.156±0.041	0.291±0.084	0.241±0.026
Mg^{2+}	0.142±0.042	0.238±0.037	0.371±0.062	0.119±0.026	0.289±0.063
Ca^{2+}	0.130±0.045	0.206±0.057	0.177±0.048	0.086±0.012	0.078±0.002
K^+/Na^+	0.312±0.087	0.167±0.067	0.218±0.021	0.552±0.244	0.193±0.004
アニオン					
Cl^-	0.680±0.023	1.056±0.167	1.025±0.055	0.669±0.272	1.526±0.286
SO_4^{2-}	0.042±0.016	0.068±0.044	0.088±0.055	0.044±0.022	0.136±0.028
PO_4^{3-}	0.010±0.002	0.009±0.002	0.014±0.002	0.024±0.008	0.032±0.014
N	2.197±0.147	0.952±0.319	0.800±0.195	2.023±0.653	3.360±1.020

注：単位はmmol·g⁻¹DW．N（全窒素）はmg·g⁻¹DW．調査地は，*慶佐次川（メヒルギは上流，オヒルギは中流，ヤエヤマヒルギは下流付近），**由布、***浦内川河口付近．
調査日は，*1995年10月23日，**，***は同年8月20日に行った．

更に，自然環境下において，群落内に生育していたマングローブ各種の葉のイオン含量，K^+/Na^-比および全窒素含量を比較した(第4表)．慶佐次川のヒルギ3種を比較すると，Na^-はオヒルギで高く，メヒルギは最も低い値を示した．Cl^-はオヒルギで高く，メヒルギでは低くかった．K^+は3種間に差はみられなかったが，K^+/Na^+比においてはオヒルギで最も低く，Ca^{2+}はメヒルギで最も低い値を

示した．Mg^{2+}はヤエヤマヒルギで最も高く，メヒルギでは最も低かった．SO_4^{2-}は，ヤエヤマヒルギ，オヒルギ，メヒルギの順に高くなった．PO_4^{3-}はヤエヤマヒルギで最も高い値を示した．5種間で比較すると，Na^+はヒルギダマシで高く，K^+は慶佐次のヒルギ3種に比べ高い値を示した．一方，ヒルギダマシのCa^{2+}はヒルギ3種に比べ低い値を示した．K^+／Na^+比ではマヤプシキが最も高く，ヒルギダマシは低かった．Cl^-および SO_4^{2-}では，ヒルギダマシが著しく高く，PO_4^{2-}はヒルギ3種に比べて両種とも高い値を示した．全窒素を慶佐次川のヒルギ3種間で比較すると，メヒルギで最も高く，ヤエヤマヒルギで低い値を示した．5種間で比較すると，ヒルギダマシ，メヒルギ，マヤプシキ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの順に低下したた．ヒルギダマシ，マヤプシキは標準偏差も大きかった．

考　察

ポット栽培したヒルギ3種の根系に400mM NaCl処理を施したところ，光合成，葉厚，根の乾物重，各器官のイオン組成がそれぞれ変化した．マングローブ3種の光合成に及ぼすNaClの影響に関しては，これまでいくつかの報告[7,12]がある．それらの結果は，根系へのNaCl処理に伴う3樹種の光合成能力の低下割合から，メヒルギはNaClに対する耐性は弱く，ヤエヤマヒルギは強いことも明らかにされている．本研究でも，3種間でメヒルギの光合成速度がNaCl処理に伴って著しく低下した．このことから，メヒルギはNaClに対する耐性が他の2種に比べて劣っていると考えられ，ヤエヤマヒルギは3種間で強い耐性を有していると考えられる．

NaCl処理に伴うこれら3種の各器官におけるイオン組成の変化をみると，測定した各種イオンの中で無処理区に比べ処理区の増加割合が顕著であったのはNa^+であった．また，メヒルギはその増加率が最も高く，Na^+は根系を通過し葉部まで移送されたと考えられる．オヒルギ，ヤエヤマヒルギはメヒルギに比べて増加割合が低かった．このことから，光合成能力低下の直接的な原因はこのNa^+が考えられ，葉内に多く取り込まれたメヒルギは，その流入への防御機構が低下していたと考えられる．オヒルギ，ヤエヤマヒルギも葉内へのNa^+の流入増加が僅かではあるが光合成能力を低下させたと考えられる．

塩生植物では，Na^+などの塩類が葉内に移送されると，葉が厚くなり多肉化することが知られている．そこで，比葉面積で3種間を比較すると，無処理区においてNa^+含量が最も低かったヤエヤマヒルギが含量の多かったオヒルギに比べて葉が厚く，同程度のNa^+の増加割合でも葉厚の変化はヤエヤマヒルギがオヒルギに比べ小さかった．このことから，それぞれの種はNaClの流入に備える構造を獲得してはいるが，その程度には差があると考えられる．一方，同じ400mMNaClを根系に処理した時，根における含量に差がみられた．このことから，3種間で水の選択能に優劣があると考えられる．そこで，次に，根の構造およびその機能面を検討する．

NaCl処理に伴う根の乾物重の変化は3種間で異なり，根におけるNaClの流入に対する防御システムがそれぞれ異なっていたことを予想させる．本研究で400mMNaCl処理に伴ってメヒルギは両根が増加したことから，根を増加させることでNaClに対処したと考えられる．一方，ヤエヤマヒルギは両根とも有意な増加は認められず，Na^+含量も低いことから水の選択能が優れていたと推察できる．また，主根／細根比から，他の2種と異なり細根を優先的に増加させたと考えられる．オヒルギはNaCl処理によって細根ではなく主根を増加させる傾向がみられた．オヒルギは0.6%NaCl状況下で主根，細根の発達が顕著であり，3%NaCl状況下で主根が多く形成されるという報告[5]もある．このことから，オヒルギは主根を増やし，細根はNaClがある状況下でも水の選択能を維持するという二面性で，NaClストレスに対処していると推察される．ヒルギ科の植物は，気根という形態的特性を持ち，オヒルギは屈曲膝根を発達させる．この膝根は，他の気根に比べ呼吸が活発であり[8]，カスパリー腺が発達している[9]．NaCl処理に伴って主根の全窒素が著しく増加したことから，オヒルギの主根は，他の2種にはみられないNaClストレスに対する形態を発達させると推察される．

植物のNaClストレスは，体内のイオンバランスが崩れるイオンストレスと，細胞の浸透圧を変化させる浸透圧ストレスの合併症として捉えることができる．そこでNa^+の他に浸透圧を調節する無機イオンのK^+，Cl^-の変化について考察する．

K^+は，植物体内での果たす役割が大きく，浸透圧調節の他に酵素の活性化，タンパク質の合成，ATP合成，気孔開閉などに関係し植物が生育する上で必須である．3種のヒルギで比較すると，両区ともにオヒルギの含量が著しく少なかった．この原因については，気孔伝導度が低く光合成能力が低いことなどが対応し，何らかの関係が予想されるが，今後検討を加える必要がある．本実験では，3種ヒルギのNaCl処理に伴うK^+の増減は殆どみられず，根系においては減少する種がみられた．これは，生育に必須であるK^+よりも，同じ1価のカチオンであるNa^+がより多く吸収されやすいためだと考えられる．細胞の浸透圧調節に関しては，K^+の量よりK^+/Na^+比との関係が深いことが報告[16, 13]されている．自然状態の植物のNa＋含量はK^+に比べ低いために，K^+/Na^+比はmmol•g－1DWで5.75以上であるといわれる．養分を十分に与えて行った本実験では，オヒルギのK^+/Na^+比が両区で他の2種と比較すると大きく異なった．また，本実験ではC_3植物の葉のイオン組成を調べることができなっかたが，要水量の低いC_4植物のサトウキビ(*Sacchrum* spp. cv. NiF8)の完全第1展開葉におけるイオン組成を調べた結果，K^+/Na^+比は19.8であった(図省略)．オヒルギは，Na^+の含量が高く，K^+の含量が低いためにK^+/Na^+比は低くなった．アカザ科のホソバノハマアカザは，葉肉細胞の巨大な液胞の中にNaを蓄積し，重要な生理作用の営まれる細胞質から隔離するとともに細胞の膨圧を作り出すのに利用する[11]ことが知られ，オヒルギの葉部における浸透圧調節もこの形態に近いと推察される．

Na^+，K^+の対イオンであるCl^-は，植物体内では微量元素に分類され，Mnの補欠因子として水の光分解に関与することや浸透圧および膨圧の調節，H^+-ATPaseの賦活への関与，液胞と原形質間のpH勾配形成への機能として役割を果たす[6]．Cl^-の細胞の浸透圧および膨圧に関する作用は，NaCl耐性の適応の要素の一つとしてCl^-を液胞に蓄積することが知られている[13]．本研究で，葉部の含量が高かったことから，葉部において生理的な耐塩機構をもっていたものと推察される．NaCl処理に伴う，3種ヒルギの葉部におけるCl^-の目立った増加はそれほどみられなかった．このことから，Na^+に比べて光合成能力に及ぼす影響は少ないと考えられる．一方，根系の主根では著しく増加した．特に，ヤエヤマヒルギが高かったことから，Na^+に関する水の選択能は優れているが，Cl^-は受動的に吸収され蓄積されたと推察される．

K^+およびCl^-の他に，細胞の浸透圧調節に作用するイオンとしてCa^{2+}がある．葉の細胞においては，Ca^{2+}のかなりの部分が液胞中に分布し，アニオンのカウンターイオンとしての機能を持ち，シュウ酸Caとして沈澱形成され，液胞内に塩を蓄積する手段となることが知られている[6]．他にCa^{2+}が植物体に対する役割として，膜の透過性や細胞壁の安定化，細胞伸長への関連，膜の安定性と酵素の賦活化などがある[6]．Ca^{2+}は，主として細胞壁や細胞膜などのアポプラスト部分にイオン交換吸着されて存在し，他のカチオンによって容易に置換されるので，外液中のNaClの増大およびpHの低下によって，その要求性が高まることが知られている[6]．本実験の結果から，葉部における含量は両区ともにヤエヤマヒルギ，オヒルギ，メヒルギの順で高かった．このことから，葉部におけるNaClに対するCa^{2+}の役割を考えると，ヤエヤマヒルギが最も強い耐塩性を持つと推察される．NaCl処理に伴うCa^{2+}の増加は葉部において3種でみられ，オヒルギのCa^{2+}の増加が著しかった．また根では，3種とも細根に多く分布し，オヒルギの増加が顕著であったことから，3種間では積極的にCa^{2+}を取り込んでNaClに対処したと考えられる．

Mg^{2+}は植物体に対して，クロロフィルと部分的な共有結合をして安定な複合物を形成することや，Rubiscoなどの酵素と結合して酵素と基質の複合物形成の橋渡しをし，遊離のMg^{2+}は細胞pHの調節やアニオンとのバランスのために働くことが知られている[6]．両区の含量を比較すると，葉部ではヤエヤマヒルギで高く，根ではメヒルギが高かった．NaCl処理に伴うMg^{2+}の増加は葉部においてヤエヤ

マヒルギで著しく高くなるものもあったが，他器官での増加は認められなかった．本研究では，クロロフィル含量を測定しておらず，その影響は不明である．

Cl^-を除く他の無機イオンは，細胞のpH調節や浸透圧および膨圧の調節には殆ど関与せず，植物体の構成成分に変換される．従って，SO_4^{2-}，PO_4^{3-}についてはイオン組成の変化を捉えるだけにする．SO_4^{2-}は，植物体内で含硫アミノ酸を構成し，リン脂質中には酸化型のSとして含まれる．リン脂質は膜を通してのイオン輸送の調節に関わっていることが示唆されており，根の耐塩性と正の相関があることが知られている[6]．本実験の結果，根におけるNaClとの正の相関はみられなかった．葉においては，処理に伴ってオヒルギの含量が増加した．PO_4^{3-}は，植物の生長に必須であり，欠乏すると多くの代謝活性が低下する．実験結果から，ヤエヤマヒルギの茎の含量が高かった．しかし，処理に伴い減少したことから，光合成の低下を引き起こした原因の1つであることが推察される．

NH_4^+についても，含量の比較で各種の吸収特性とイオンの局在性の傾向のみをとらえる．実験結果から，メヒルギが細根および葉部で高かった．また，ヤエヤマヒルギは他の2種に比べ低かった．これら3種類のイオン動態は，処理との直接的な関連において導きだすのは難しいと考えられるが，ヒルギ3種のそれぞれのイオン組成には種間差があることから，耐塩性を獲得するためにこれらのイオンは何らかの生理作用を持っているものと推察される．

細胞は，高濃度のNaClにさらされると浸透圧ストレスを受けるが，耐塩性植物では外部の浸透圧の上昇を中和するために適合溶質と呼ばれる物質を細胞内部に大量に蓄積する[15]．それらには，ソルビトール，マンニトール，ピニトールなどの中性糖アルコールや，アミノ酸のプロリンや4級アンモニウム化合物のベタイン類がある[14]．そこで，全窒素を調べNaClとの相関を検討した．その結果，両区とも葉部の含量が高く，根系の含量は低い傾向を示した．葉部の全窒素の含量が高い原因は，光合成に関連する物質が多いためだと考えられるが，3種の光合成能力が，メヒルギ，ヤエヤマヒルギ，オヒルギの順で高いことを考慮すると，この結果とは一致しない．そこで，Na^+との関係を検討したが，有意な相関は得られなかった．根系においては，処理に伴ってオヒルギの主根の窒素が著しく増加した．これは，先に述べたように，特異な構造を有しNaClに対処したためだと考えられる．

以上，ポット栽培によるイオン動態について述べたが，自然環境下の結果と照らし合わせて，3種ヒルギの耐塩性について検討する．東村慶佐次川の下流域で採取した葉については実験室の結果とほぼ一致した．すなわち，Na^+含量は耐塩性が比較的弱いと考えられたメヒルギで高くヤエヤマヒルギでは低かった．K^+については，オヒルギで著しく低く，K^+/Na^+比も0.2以下であった．これは，自然環境下のK^+は液体肥料に比べ著しく低濃度で存在するため，植物体に吸収された量も少なったと考えられる．

同様に，西表島浦内川の河口付近に生育するヒルギの葉のイオン組成の結果を検討すると，ポット実験結果とほぼ一致した．ここでも，オヒルギの低いK^+/Na^+比が確認された．Cl^-含量が最も高い原因は，特にヤエヤマヒルギでは，Cl^-を根で受動的に吸収するため長い時間をかけて葉部までCl^-を移送し蓄積したと考えられる．ポット実験については，短期間の処理であったため，Cl^-は葉部まで移送されることなく蓄積されなかったと考えられる．

分布別に採取した葉のイオン組成を検討すると，標準偏差が大きくいイオンが数種類確認された．これは，葉を葉位にわけて採取分析したことが原因であると考えられる．つまり，Na^+でみるとオヒルギは下位葉に向かって含量が高くなる傾向にあるが，メヒルギではその傾向が小さく，結果的に標準偏差も小さくなった．また，K^+はオヒルギは下位葉に向かって含量が高くなるが，メヒルギ，ヤエヤマヒルギは減少する傾向がみられた．そこでK^+/Na^+比で分布別に採取した3種ヒルギを比較すると，上流付近で生育していたメヒルギの比が大きく，中流付近のオヒルギの比は小さかった．このことから，ポット実験と同様に，塩濃度が比較的低い状況下でもK^+/Na^+比は低いことが確認された．

ヒルギダマシは葉に塩類腺を持つことが知られており葉においてNaClを排出する．そのためか，Na

Cl含量は高い値を示した．また，Ca^{2+}を除くイオンおよび窒素でも他の種に比べ高いことから，これらのイオンを積極的に吸収して，NaClの排出に役立てていると考えられる．マヤプシキは，採取地が他と違うため直接比較はできないが，そのイオン組成の特性に関しては海岸付近で生息しているにも関わらず，NaClの含量が低くK^+が高いことである．K^+/Na^+比を比較しても，他に比べ大きい値を示した．マヤプシキは光合成を行う呼吸根を持つことから[17,18]，NaClへの対処の仕方が他種と異なると考えられる．

一方，全窒素とNa^+の含量に種間差異がみられ，分布別に採取した葉位の全窒素とNa^+には高い相関関係が認められた(図省略)．このことから，葉部におけるNa^+の分配と窒素との関係が密接であることが窺える．しかしこの相関関係には，それぞれの種の葉位における光合成能力の差異も要因となることから，葉の採取方法を詳細に検討して分析する必要があると考えられる．以上より，3種ヒルギのイオン動態からみた耐塩性について検討したところ，以下のようなことが明かとなった．

メヒルギは，400mM NaCl処理によって光合成速度が著しく低下した．3種の中では，根系および葉部のNa^+含量の増加割合が高いことから，根における水の選択能が劣っており，Na^+は葉部まで取り込まれることが認められた．また，葉部のCa^{2+}含量が低いことから，Na^+の流入に対する耐性は弱いと推察される．自然環境下のメヒルギ群落の葉は，他に比べてNa^+含量が低いことから，低NaCl濃度条件下が生育に最適であると考えられる．また，葉位におけるNa^+と全窒素に高い正の相関関係が認められた．

オヒルギは，400mMNaCl処理によって光合成速度が低下した．葉部のNa^+含量は無処理区，NaCl処理区ともに高いが，増加割合はメヒルギに比べ低かった．また，葉部のK^+/Na^+比は他の2種と異なり低い値であったことから，細胞の浸透圧調節機構が異なるタイプであると推察される．NaCl処理によって根系のNa^+含量は増加したが，細根に比べ主根の増加割合は低く，乾物重の増加および全窒素の著しい増加が認められたことから，NaClストレスに対する特異な構造を持っていると推察される．自然環境下においても，葉のK^+/Na^+比は低いことが認められた．また，葉位におけるNa^+と全窒素に高い負の相関関係が認められた．

ヤエヤマヒルギは，400mMNaCl処理による光合成速度の低下割合が3種間では最も小さかった．葉部および根系のNa^+含量の増加割合は低いことから，根における水の選択能が優れていると考えられる．しかし，主根のCl^-含量の増加割合が高いことからCl^-は積極的に吸収されると考えられる．また，葉肉が厚くCa^{2+}を多く含むことから，Na^-の流入に対して強い葉構造を持っていると推察される．また葉は他の種に比べてMg^{2+}含量が著しく高かった．自然環境下の下流域で採取した葉部のNa^+含量も他に比べて低いことから，高NaCl条件下でも生育できると考えられる．また,葉位におけるNa^+と全窒素に高い負の相関関係が認められた．

要　約

マングローブ構成樹種であるメヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギをポット栽培し根系に400mM NaCl処理を施した後，各器官のイオン組成の変化を調べた．また，光合成速度，葉厚，根の乾物重も併せて調べた．自然環境下のヒルギ3種およびマヤプシキ，ヒルギダマシの葉部のイオン組成も調査した．これらの結果を基礎に，イオン動態からみたヒルギ3種の耐塩性について検討した．結果を要約すると以下になる．

1）400mMNaCl処理によって3種ヒルギの光合成速度は低下し，その割合はメヒルギ，オヒルギ，ヤエヤマヒルギの順で大きかった(第1表)．

2）400mMNaCl処理によって3種ヒルギの各器官で顕著に増加したイオンはNa^+であり，葉部および根系における増加割合に種間差がみられ，葉部ではメヒルギが最も大きく，細根ではメヒルギ，オ

ヒルギ，ヤエヤマヒルギの順であった(第3図).

3) 400mMNaCl処理に伴う根の乾物重の変化とNa^+，全窒素の増加割合から，オヒルギの主根は他の2種にはみられない特異的な機構を持つことが示唆された(第2表，第3,11図).

4) オヒルギの葉は他の2種に比べK^+／Na^+比が低いことから，細胞の浸透圧調節機構が異なるタイプであると推察された(第12,14図，第3,4表).

5) ヤエヤマヒルギはNa^+の含量および増加割合は低いが，主根のCl^-含量が高く，自然環境下の葉の含量も高いことから，Na^+に対する根の水の選択能は優れているが，Cl^-については葉まで移送させることが示唆された(第3,4図，第3,4表). ヤエヤマヒルギは他の2種に比べてMg^{2+}含量が著しく高かった(第7図).

6) 葉のCa^{2+}の含量に種間差がみられ，ヤエヤマヒルギ，オヒルギ，メヒルギの順で高い値を示した(第6図).

7) 自然環境下のヒルギ3種は葉位におけるNa^+と全窒素に高い相関関係が認められた.

参 考 文 献

1. Ball, M. C. and J. B. Passioura 1995. Carbon gain in relation to water use: photosynthesis in mangroves. inEcophysiology of photosynthesis. p.247-259.
2. Ball, M.C., I.R. Cowan and G.D. Farquhar 1988. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. Aust. J. Plant Physiol. 15:263-276.
3. 藤本潔・大貫靖浩・田内裕之・佐藤保・小南陽亮・持田幸良 1993. 西表島におけるマングローブ林の群落配列を規定する環境要因. マングローブ林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. p.11-20.
4. 加藤茂 1993. マングローブ植物ヤエヤマヒルギの初期生育と塩環境. マングローブ林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. p.113-122.
5. 加藤茂・杉二郎 1993. マングローブ植物オヒルギの初期生育と塩環境. マングローブ林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. p.146-155.
6. 茅野充男 1991. 物質の輸送と貯蔵. 朝倉書店 p.90-127.
7. 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.
8. 北宅善昭・矢吹萬寿・清田信・平野高司・谷晃・相賀一郎 1993. マングローブ気根のガス交換. マングローブ林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. p.156-163.
9. 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 Phytologist 88: 713-722.
10. Mallery, C.H. and H.J. Tears 1984. The mineral ion relations of mangroves. I. Root cell compartments in a salt excluder and a salt secreter species at low salinities. Plant Cell Physiol. 25(7):1123-1131.
11. Matoh, T., J. Watanabe and E. Takahashi 1987. Sodium, potassium, chloride, and betaine concentrations in isolated vacuoles from salt-grown *Atriplex gmelini* leaves. Plant Physiol. 84:173-177
12. 中須賀常雄・岸本司・森田周二 1993.ヒルギ科3樹種の光合成. マングローブ林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. p.97-100.

13. Niu, X., R.A. Bressan, P.M. Hasegawa and J.M. Pardo 1995. Ion homeostasis in NaCl stress enviranments. Plant Physiol. 109:735-742.
14. 高倍鉄子 1993. 砂漠の緑化. 耐塩性にすぐれた新しい作物種を目指して. 日本の科学と技術. 34 (268):48-53.
15. 渡部保夫・玉井洋一 1995. 耐塩性酵母が高濃度の塩環境に生育できるわけ. 化学と生物. 33(11): 705-713.
16. Werner, A. and R. Stelzer 1990. Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. Plant Cell Environ. 13:243-255.
17. 矢吹万寿・北宅善昭・杉二郎 1990. マングローブ気根のガス交換機能に関する研究（1）. 生物環境調節 28(3):95-98.
18. 矢吹万寿・北宅善昭・杉二郎 1990. マングローブ気根のガス交換機能に関する研究（2）. 生物環境調節 28(3):99-102.