

琉球大学学術リポジトリ

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(生物生産学科)

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): 光合成速度, 気孔伝導度, 水ポテンシャル, 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, Stomatal conductance, Rhizophora stylosa, Water potential 作成者: 川満, 芳信, 北原, 良太, 野瀬, 昭博, Kawamitsu, Yoshinobu, Kitahara, Ryota, Nose, Akihiro メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/3741

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

川満芳信*・北原良太*・野瀬昭博**

Yoshinobu KAWAMITSU*, Ryota KITAHARA* and Akihiro NOSE** :
Effect of NaCl on leaf gas exchange rate and water potential in
Okinawan mangroves

キーワード：光合成速度，気孔伝導度，水ポテンシャル，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,
Stomatal conductance, *Rhizophora stylosa*, Water potential

Summary

To make clarify the responses of photosynthesis and leaf conductance to NaCl concentration in Okinawan mangroves, we measured the leaf gas exchange and leaf water potential under slow and acute stress conditions. Materials used were Mehirugi (*Kandelia candel*), Ohirugi (*Bruguiera gymnorrhiza*), and Yaeyamahirugi (*Rhizophora stylosa*). The results obtained are summarized as follows ;

Photosynthesis and leaf conductance in three mangroves were decreased with increases in NaCl concentration. However, the decreasing rate with time was different in species. Yaeyamahirugi exhibited slight changes in photosynthesis, in other words, maintained the high photosynthetic rate even under severe stress conditions. Photosynthesis in Mehirugi was decreased pronouncedly as compared with other species. Ohirugi had a intermediate responsiveness to NaCl concentration.

When leaf water potential was decreased by increasing NaCl concentration in root medium, photosynthesis in Mehirugi and Ohirugi was decreased. On the other hand, photosynthesis of Yaeyamahirugi was not changed with lowing leaf water potential.

In addition, the water use efficiency in Yaeyamahirugi was uniquely increased with decreasing leaf water potential.

* 琉球大学農学部生物生産学科

** 現在，佐賀大学農学部生物生産学科

琉球大学農学部学術報告 42 : 9 ~ 22 (1995)

緒 言

マングローブとは熱帯及び亜熱帯の海岸や河口の一部、又は、海水あるいは淡水と海水の混ざり合う汽水域に生える常緑の低木または高木の群落やそれを構成する植物の総称である。沖縄を代表するマングローブ樹種には、Tomlinson¹⁸⁾ が区分する主要な構成種に限定すると7種あり、その中で沖縄本島の主要構成樹種には3種ある。3種のマングローブは海水の届く河口付近の泥地に塩分濃度の低い上流から下流に向かってメヒルギ (*Kandelia candel* (L.)), オヒルギ (*Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk.), ヤエヤマヒルギ (*Rhizophora stylosa* Griff.) と群落を構成している¹⁶⁾。

このような河口などの汽水域は塩分濃度が高い上に泥地が広がる特殊環境である。マングローブは高い塩分濃度環境に適合するために特異的な形態、葉及び根系における水の制御機能を持っていると考えられている。ところが、マングローブの葉及び根系の塩分濃度に対する生理的反応及びその種間差異についての報告^{5,17,19)} は少ない。

本研究では、沖縄産マングローブを用いて根系のNaCl濃度処理に対する個葉のガス交換速度と水ポテンシャルの反応を詳細に調べ、種間比較を行った。併せて葉の気孔密度及び孔辺細胞長を調べ、どのような生理機能及び気孔形態の違いが根系のNaCl濃度に対する反応の違いと対応するか検討した。

材料及び方法

メヒルギ (*Kandelia candel* (L.)) は1992年4月12日金武町億首川で、オヒルギ (*Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk.) は5月16日慶佐次で、ヤエヤマヒルギ (*Rhizophora stylosa* Griff.) は8月20日西表島浦内川で採取した。採取した胎性種子は海砂を詰めた1/5,000aワグネルポットに植え、発芽後液肥(大塚化学, 2,000倍)を4日毎に与えハウス内で育成した。その後1993年4月1日に灰色土(ジャーガル)と腐葉土を1対1(1/1)の割合で混ぜ合わせ、1/5,000aワグネルポットに移植し、4日毎に液体肥料をポット当たり500ccずつ与えた。また、9月1日からは3日毎に与えた。液肥の組成は、6mM Ca(NO₃)₂, 10mM KNO₃, 2mM KH₂PO₄, 2mM Mg SO₄ · 7H₂O, 25μM H₃BO₄, 10μM MuSO₄, 2μM ZuSO₄ · 7H₂O, 0.5μM H₂MoO₄, 0.1mM FeNa-EDTAであった。

液肥にNaClを加える処理として、以下に述べるゆるやかな濃度変化と急激な濃度変化の2つを採用した。

ゆるやかな NaCl 濃度変化

徐々にNaCl濃度を上げる実験は、1993年10月10日から処理を開始した。NaCl処理区としてメヒルギ、オヒルギ、ヤエヤマヒルギをそれぞれ0, 200, 400mMの3区に分けた。0mM区は液体肥料のみを3日毎に与えた。200mM区は一週毎に50mMずつNaCl濃度を上げ、200mMに達した段階でその濃度を6週間維持した。400mM区はその後濃度を上げ続け400mMに達した段階でその濃度を維持した。処理液を新しく変える際、ポットいっぱいになるまで新しい処理液を注ぎ、次にポットの水抜き用ゴム栓を外して水を抜く作業を2度繰り返した。その後、3度目の処理液を注ぎ、液を抜く際にポット内の土壌表面まで水位が下がった時点でゴム栓を締めて処理液の入れ替えを完全に行った。

ガス交換測定法: 各濃度で処理を1週間ほど行い、材料を光合成実験室に持ち込み個葉の光合成速度を測定した。光合成速度は通気式同化箱法を用いて行い、同時に気孔伝導度、葉内CO₂濃度、蒸散速度も測定した。測定は上から第一、第二完全展開葉を選び行った。各処理区から4葉選びマークを付けた後、一週間毎に光合成速度を測定した。測定は葉温30℃、導入空気の露点温度18℃、同化箱内湿度55%、光量子密度2,093μmol·m⁻²·s⁻¹の条件の下で行った。測定は、処理開始前の9月9日から12月20日の間に行った。

処理開始後11週目に“光—光合成反応”を調べた。測定は葉温25℃，導入空気の露点温度15℃，湿度55%の条件下で光強度を0～2093 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の間で変化させて行った。測定装置及び方法の詳細は前報¹¹⁾と同じである。

水ポテンシャル測定法：光合成測定の最終日（NaCl 処理開始後10週間目）に，被測定葉の水ポテンシャルを測定した。光合成測定を完了した直後に，リーフパンチでディスク（3.8cm²）を打ち抜き，すばやくサイクロメーターのチャンバーに入れた。チャンバー内は一定温度に保たれており，そこにあらかじめ水ポテンシャルのわかるシュクロース液をつけた熱電対センサーをいれて密閉し平衡化させた（3～4時間）。原理的には，チャンバー内部でおこる被測定葉とシュクロース液とのエネルギーのやり取りによって発生する熱を測定するものである^{1,8)}。異なる2つのシュクロース液で2度測定し，次式に代入して葉の水ポテンシャルを求めた。

$$\text{水ポテンシャル} = \frac{\text{TCh} - \text{TCd}}{\text{TCh} - \text{TCI}} \times (\Psi_1 - \Psi_h) + \Psi_h$$

TCh は，熱電対センサーには葉に比べ高い水ポテンシャルのシュクロース液（ Ψ_h ）を付けたときの値であり，TCI は，低い水ポテンシャルのシュクロース液（ Ψ_1 ）を付けたときの値である。また，TCd は，熱電対センサーに何も付けなないときの値であり，被測定葉の呼吸熱に相当する。

また，同様に同じ葉から2つのディスクを打ち抜き，1つはクロロフィル含量の測定に，もう1つは浸透ポテンシャルの測定に使用した。クロロフィル含量は，エタノール抽出法（99%）で行った。浸透ポテンシャルの測定は，ディスクをフィルターをつけた3ccのシリンジに入れたまま液体窒素に30分間入れ，その後-40℃の冷凍庫に保存した。その後，解凍して壊れた葉組織からしぼり出した液をサイクロメーターで上述の方法に従って測定した。

急激な NaCl 濃度変化

12月1日まで育成した3種のヒルギに急激なNaCl処理を行い，ガス交換反応に差異があるかどうか検討した。処理は，液体肥料にNaClを加え，濃度が0，250，500mMとなる3区を設定した。処理は，処理前の光合成速度を測定した後，12月1日に開始した。処理の方法は，ポットいっぱい処理液を注ぎ，ポットの水抜き栓を抜いて処理液を流す作業を2度繰り返した。その後，3度目の処理液を注ぎ，土壌表面まで液面が下がったところでゴム栓を締めた。処理液の濃度が均一になるように，この作業を7日に1回行った。その後は随時液面が土壌表面と一致するように処理液を加えた。

光合成速度の測定は12月1日から1月2日までの間に5回行った。また，測定後被測定葉からディスクを打ち抜き，サイクロメータにより葉の水ポテンシャルを測定した。これにより水ポテンシャルと光合成速度及び気孔伝導度との関係を明らかにした。光合成測定は葉温25℃，湿度55%，光量子密度1,443 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の条件下で行った。

自然条件下の葉の水ポテンシャル

自然環境下における3種ヒルギの葉及び根系の水ポテンシャルの測定は，1994年1月11日慶佐次で実施した。葉の水ポテンシャルは，現地にサイクロメーターのチャンバーを持ち込み，各々の葉をサンプリングし素早くチャンバーに入れ，実験室に持ち帰り測定した。根系の水ポテンシャルは，根系部を10センチ程度掘下げ，そこに溜った液をサンプルピンに採取し，実験室に持ち帰り測定した。測定は，サイクロメーターのチャンバー内にキムワイプを敷き，そこに根系部の液を浸る程度たらし，これを葉のディスクと同様に測定した。

葉の水ポテンシャル測定で使用したディスクは，測定後，FAAで固定した。後日，保存したサンプルの気孔密度及び孔辺細胞長（長軸）を光学顕微鏡を用いて測定した。

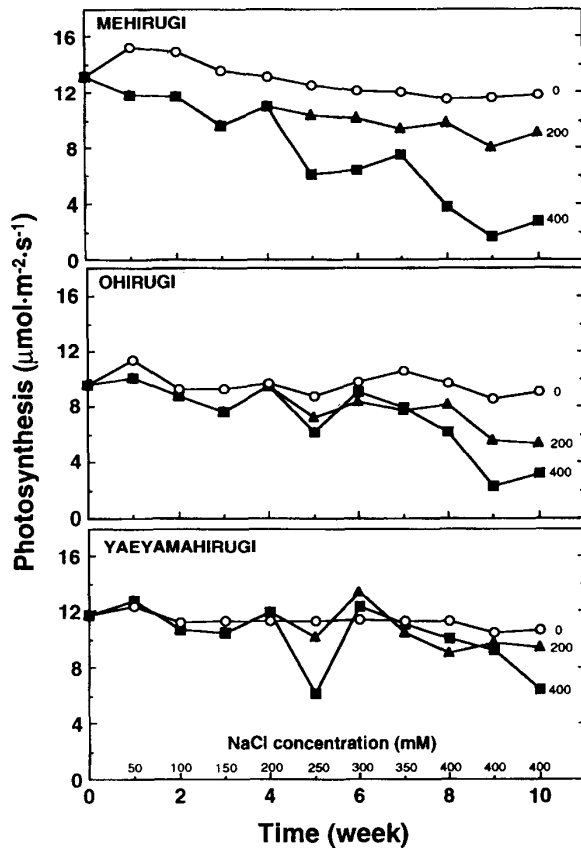


Fig. 1

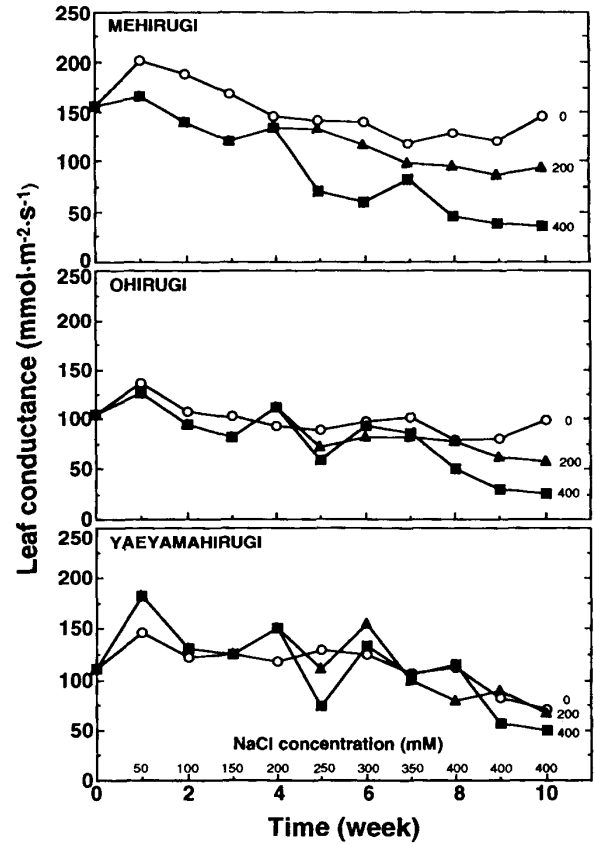


Fig. 2

Fig. 1. Effects of NaCl concentration on photosynthesis in Okinawan mangroves.

NaCl was increased stepwise by 50mM for week. Measurements were made at 30°C, 55% of RH, and 2093 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ of PAR. Numerals in the figure indicate the final concentration of NaCl (mM).

Fig. 2. Effects of NaCl concentration on leaf conductance in Okinawan mangroves.

See Fig. 1 for the symbols and measurement conditions.

結 果

ゆるやかな NaCl 濃度変化

図1は、週50mMの割合で徐々にNaCl濃度を上げた場合の3種マングローブの光合成速度の経時変化を示している。0mM区は3種とも10週目までほとんど変化を示さなかった。これは、マングローブの葉の老化に伴う光合成速度の低下が比較的緩やかであることを示している。メヒルギは処理の開始と同時に光合成速度が低下し、200mM区はその濃度に安定した段階で10週目まで同じ光合成速度を維持した。400mM区においては200から250mMに濃度を上げた段階で光合成速度が低下し、さらに処理濃度が高まると光合成速度は低下した。オヒルギは7週目まで処理間の差は見られず、8週目以降濃度の上昇に伴って低下した。ヤエヤマヒルギは5週目に200、400mM区で急激な低下がみられたが、その後は回復して処理間の差は認められなくなった。400mM区において9週目から10週目に光合成速度のわずかな低下が観察された。なお、10週目以降にメヒルギの400mM区で測定葉の落下が観察された。3種の光

合成速度の最大値は、メヒルギで15、ヤエヤマヒルギで13、オヒルギで $11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ を示し、これは C_3 植物の光合成速度の範囲内にあるものの比較的低い値である。

図2はNaCl処理に伴う気孔伝導度の経時変化を表している。ここで、気孔伝導度とは蒸散速度を葉面飽差で除した値で、気孔の開度を示すパラメーターである。気孔伝導度のNaCl濃度に対する反応は、光合成速度の反応とほぼ同じ動きを示した。このことは、マングローブの光合成速度が気孔開度に大きく支配されていることを示している。

図3は徐々にいったNaCl処理が光合成速度と気孔伝導度との関係に及ぼす影響を見たものである。3種とも両者間に非線形の関係が認められた。光合成速度及び気孔伝導度とも大きく変動したのはメヒルギであった。ヤエヤマヒルギには $50\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下の値はなく、100から $150\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の間にプロットが集中していた。3種のなかで点が広範囲にばらついているヤエヤマヒルギにおいては光合成速度は気孔による制御が比較的小さいといえる。

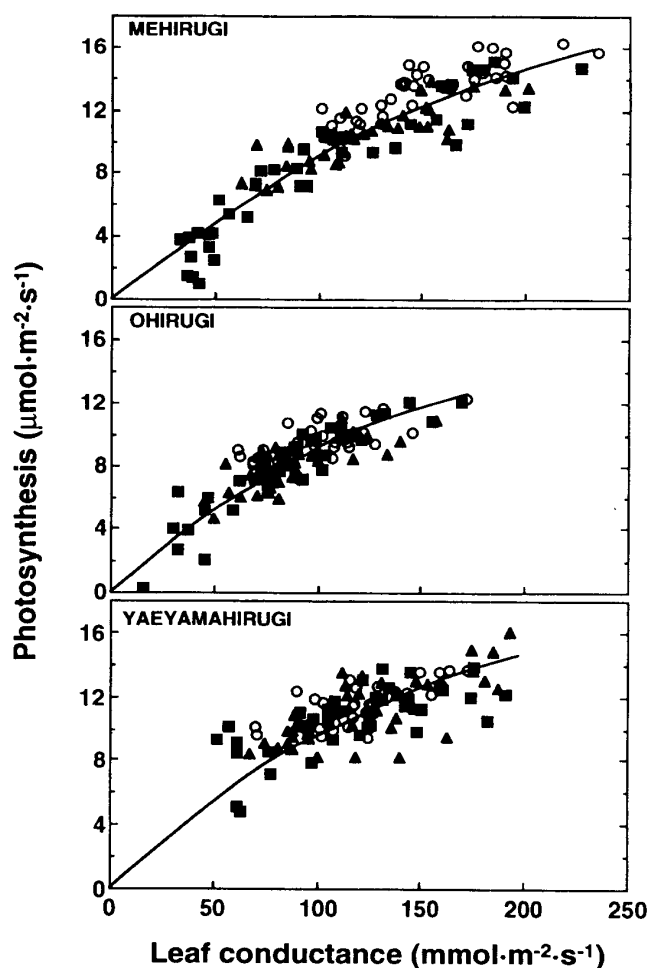


Fig. 3. Relationships between photosynthesis and leaf conductance as NaCl concentration was increased stepwise weekly. See Fig. 1 for the symbols and measurement conditions.

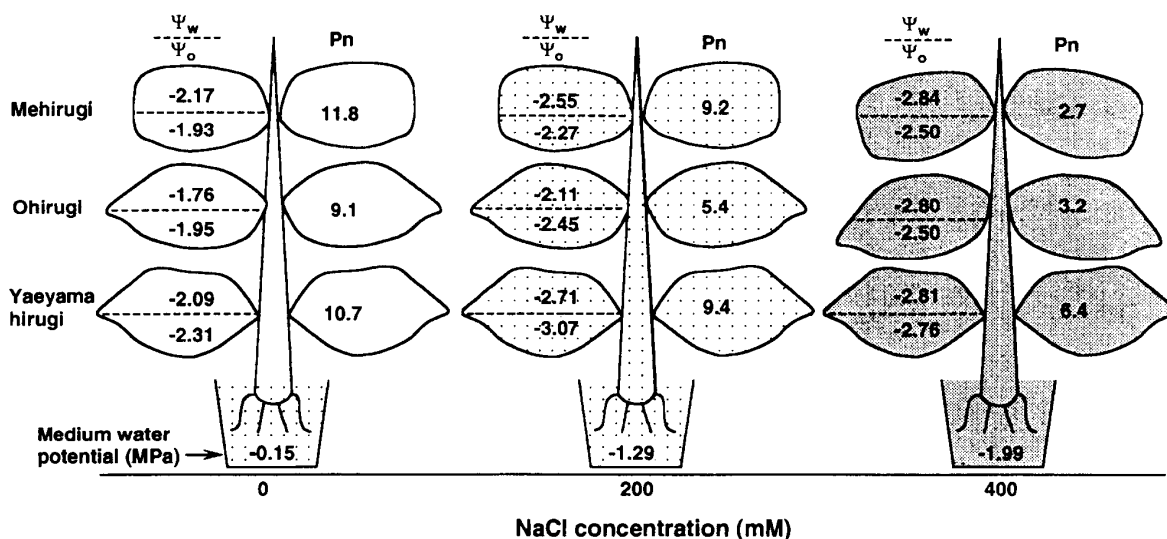


Fig. 4. Summary of the leaf water potential (Ψ_w , MPa), osmotic potential (Ψ_o , MPa), medium water potential, and photosynthesis (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) in Okinawan mangroves. Measurements were performed at 10 weeks after starting the treatment.

図4は処理後10週間目の各処理区の光合成速度, 葉の水ポテンシャル及び浸透ポテンシャルと処理液の水ポテンシャルを表している。浸透ポテンシャルとは組織を破壊したときに出てくるいわゆるシンプラスト水のことであり, 葉の水ポテンシャルとは主にアポプラスト水のことである。0mM に対しての400mM 区の光合成速度の割合は, メヒルギで23%, オヒルギで36%, ヤエヤマヒルギで60%であった。メヒルギ及びオヒルギは400mM 区において樹勢に衰えが見られた。ヤエヤマヒルギは400mM 区においても樹勢の衰えは見られなかった。これは, 光合成速度の低下と樹勢とが密接に関連することを示している。

処理液の水ポテンシャルは0mM 区が -0.15MPa , 200mM 区が -1.29MPa , 400mmol 区が -1.99MPa であった。この値は処理として与えた液肥の水ポテンシャルであり, 実際は土壌からの各種塩の供給もありこれより低くなると予想される。0mM 区における3種の水ポテンシャルは, 根系の水ポテンシャルが -0.15MPa であるのに対して -1.76 から -2.17MPa と低い値を示した。浸透ポテンシャルも -1.93 から -2.31MPa と低い値を示した。NaCl 処理を施すと, 200mM 区では水ポテンシャルは低下し, 400mM 区では -2.80 から -2.8MPa と更に低下した。浸透ポテンシャルも葉の水ポテンシャルと同様に NaCl 濃度が増すにつれ低下し, 400mM 区で見るとメヒルギ及びオヒルギは -2.50MPa , ヤエヤマヒルギは -2.76MPa の値を示した。メヒルギは NaCl 処理に関わらず浸透ポテンシャルが水ポテンシャル

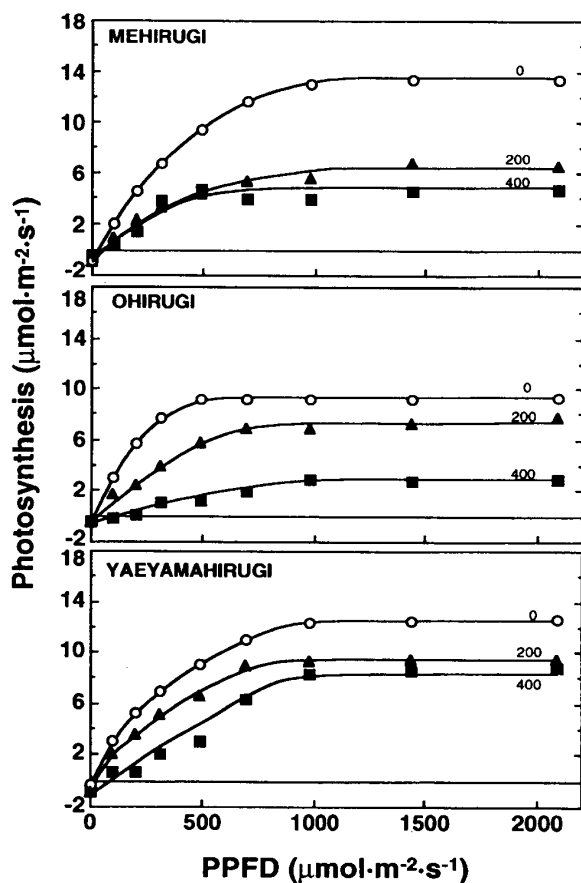


Fig 5

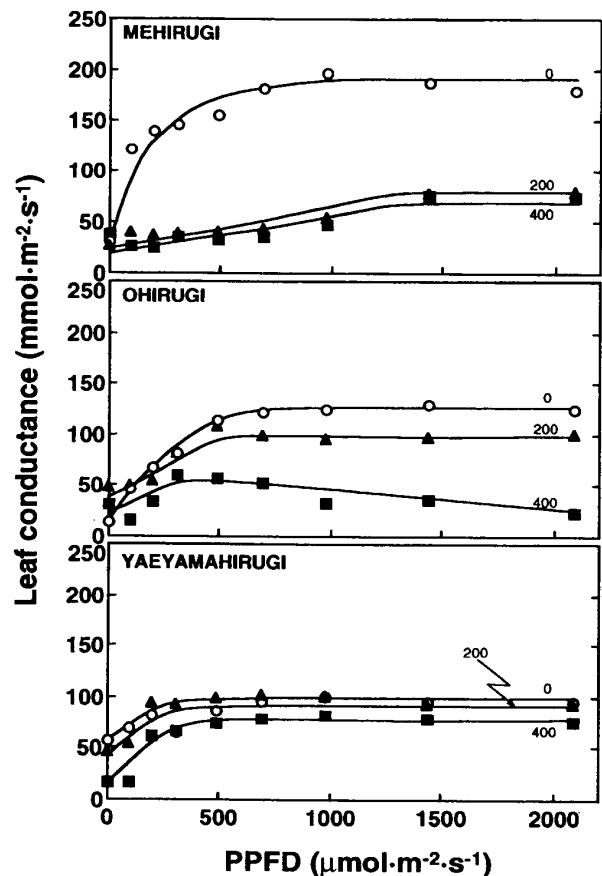


Fig 6

Fig. 5. Light response curves of photosynthesis in Okinawan mangroves. See Fig. 1 for the symbols and measurement conditions. Numerals in the figure indicate NaCl concentration (mM).

Fig. 6. Light response curves of leaf conductance in Okinawan mangroves. See Fig. 1 for the symbols and measurement conditions. Numerals in the figure indicate NaCl concentration (mM).

に比べ高い値を示し、細胞内部が外部に比べ高いことを示している。オヒルギは他の2種に比べ各処理区とも水ポテンシャルの方が浸透ポテンシャルに比べ高い値を示した。

図5は処理後11週間目における各処理区の光-光合成曲線である。NaCl濃度の上昇にともない光合成速度の最大値は低下し、メヒルギ及びヤエヤマヒルギの光飽和点はNaCl濃度に関係なく一定であったのに対し、オヒルギはNaCl濃度が増すにつれ高くなった。メヒルギ及びヤエヤマヒルギの光飽和点はそれぞれ1400, 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 付近を示した。オヒルギの光飽和点は0mM区で500, 200mM区で700, 400mM区で1,000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ を示した。呼吸速度は各処理区及び3種間において大差は認められなかった。

図6は処理後11週間目における気孔伝導度の光反応を比較したものである。これは、図5で示した光合成速度の光反応とほぼ同様なパターンがみられた。オヒルギの400mM区は、光強度が500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ において最大となり、その後低下した。メヒルギは0 mMにおいて最も高い値(200 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)を示した。200及び400mM区は70 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 付近を示した。メヒルギは200mMにおいて急激な低下を示したのに対して、オヒルギの低下は僅かで400mM区で急速に低下した。ヤエヤマヒルギは3処理区とも100 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下の低い値を示し、NaCl濃度の変化による気孔伝導度の変化はほとんど見られなかった。

急激な NaCl 濃度変化

図7には急激な NaCl 処理に伴う光合成速度と葉の水ポテンシャルとの関係を示した。葉の水ポテンシャルは NaCl 処理濃度が増すと低下した。メヒルギ及びオヒルギの光合成速度は、葉の水ポテンシャルの低下に伴って急速に低下した。メヒルギの水ポテンシャルは-2.0~-2.5MPa 範囲に集中し、-2.5MPa 以下になると急速に光合成速度が低下した。オヒルギの水ポテンシャルは-1.5~-2.0MPa の範囲内に集中し、-2.0MPa 以下になると急速に光合成速度が低下した。最終的にメヒルギは-2.8MPa, オヒルギは-2.6MPa 付近で光合成速度がほぼゼロを示した。ヤエヤマヒルギは他の2種の様な光合成速度の低下は見られず、-3.0MPa においても高い光合成速度を維持した。

図8は急激な NaCl 処理における気孔伝導度と葉の水ポテンシャルとの関係を示している。気孔伝導度と水ポテンシャルとの関係は、図7の光合成速度と水ポテンシャルとの関係と同じ傾向を示した。従って、気孔伝導度も光合成速度と同様に葉の水ポテンシャルの影響を受けることが分かった。

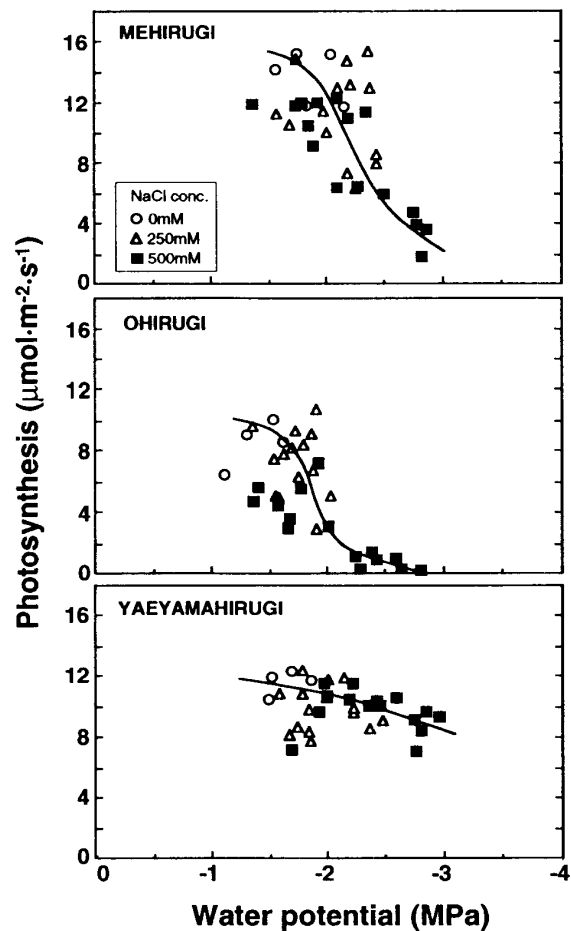


Fig. 7. Relationships between photosynthesis and leaf water potential in Okinawan mangroves under acute stress conditions. Measurements were performed within 30 days after treatment at 25°C, 55% of RH, and 1443 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ of PAR. Lines were drawn by hand.

図9は急激なNaCl処理における気孔伝導度と光合成速度との関係を表している。NaCl処理に対する反応は、徐々にいったNaCl処理の結果と同じであり、両者間に密接な曲線関係が得られた。

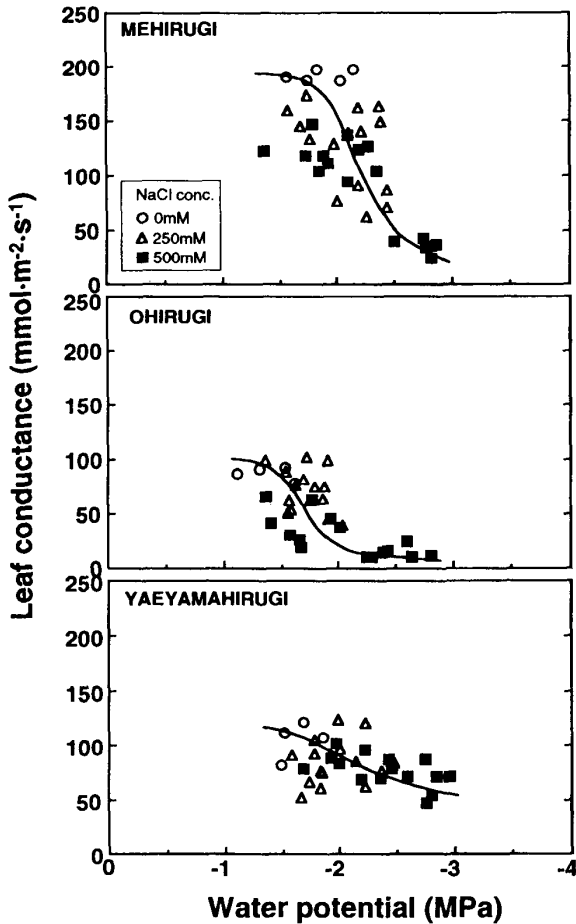


Fig. 8

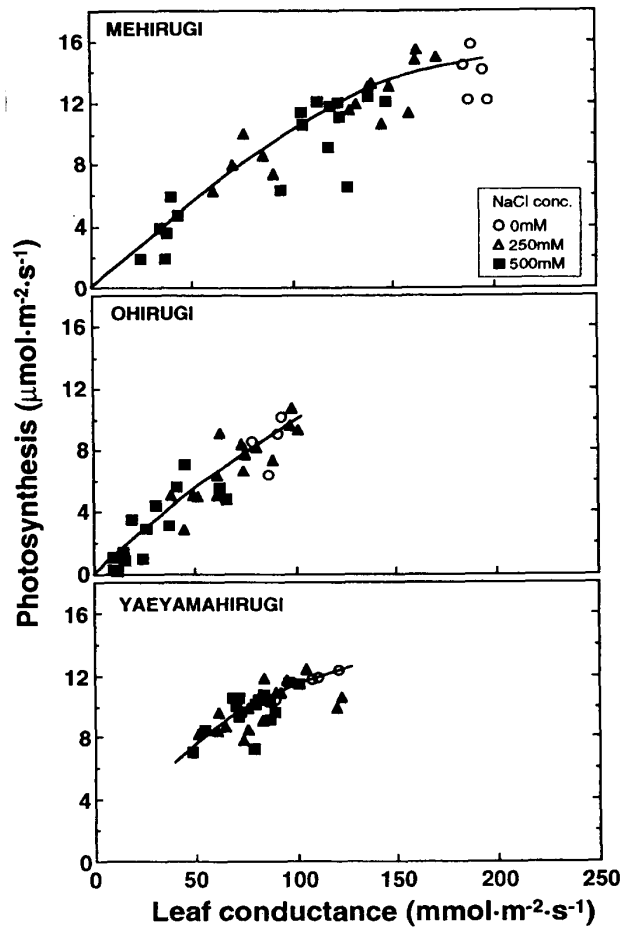


Fig. 9

Fig. 8. Relationships between leaf conductance and leaf water potential in Okinawan mangroves under acute stress conditions. See Fig. 7 for the symbols and measurement conditions.

Fig. 9. Relationships between photosynthesis and leaf conductance under acute stress conditions. See Fig. 7 for the symbols and measurement conditions.

図10は急激なNaCl処理の処理後30日目における光合成速度と水ポテンシャルを表している。0mM区に対する500mM区の光合成速度の割合はメヒルギ23%、オヒルギ8%、ヤエヤマヒルギ78%であった。メヒルギ及びオヒルギは500mM区において樹勢に衰えが見られた。ヤエヤマヒルギは500mM区においても樹勢の衰えは観察されなかった。

処理液の水ポテンシャルは、0mM区が -0.15MPa 、250mM区が -1.43MPa 、500mM区が -2.34MPa であった。0mM区における3種の葉の水ポテンシャルは、根系の水ポテンシャルが -0.15MPa と高い値を示しているのに対して -1.48 から -2.04MPa と低い値を示した。NaClを処理すると、250mM区では葉の水ポテンシャルは低下し、500mM区では -2.57 から -2.80MPa と更に低下した。メヒルギの葉の水ポテンシャルは他の2種と比較して処理に関わらず低い値を示した。オヒルギは他の2種に比べ葉の水ポテンシャルが高い値を示した。ヤエヤマヒルギは葉の水ポテンシャルが -2.78MPa と低い値を示す500mM区においても光合成速度は低下しなかった。このように、水ポテンシャルと光合成速度の関係は徐々にいったNaCl処理の場合も急激に行った処理の場合も同じ傾向を示した。

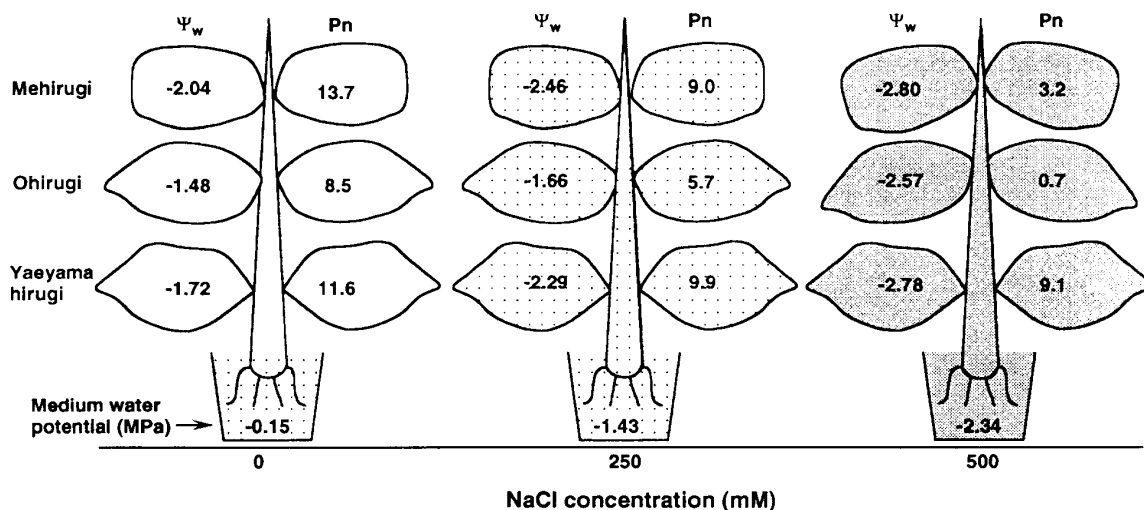


Fig. 10. Summary of the leaf water potential (Ψ_w , MPa), medium water potential, and photosynthesis (P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) in Okinawan mangroves under acute stress conditions. Measurements were performed within 30 days after treatment. See Fig. 7 for the measurement conditions.

図11に水利用効率と葉の水ポテンシャルとの関係を示した。ここで、水利用効率とは光合成速度を蒸散速度で除した値であり、これは単位水分子当りの炭酸ガス分子の固定量を表し、どれだけ水を有効利用しているかを示す指標である。メヒルギ及びオヒルギの水利用効率は水ポテンシャルの低下にともない低下した。一方、ヤエヤマヒルギの水利用効率は水ポテンシャルの低下にともなって上昇した。

自然条件下の葉の水ポテンシャル

表1は自然環境下のヤエヤマヒルギの群生地における葉の水ポテンシャル及び根系の水ポテンシャルを比較したものである。調査を実施した場所は90%以上がヤエヤマヒルギで占められていた。根系の水ポテンシャルは -2.6MPa であり、葉の水ポテンシャルは -3.0MPa であった。ヤエヤマヒルギに関しては前述の 500mM 区の状態とはほぼ同じであり、この地域では他の2種は観察されなかった。

表2は葉の裏面における気孔密度及び孔辺細胞長を種間で比較したものである。ヤエヤマヒルギは大型の気孔を、メヒルギは

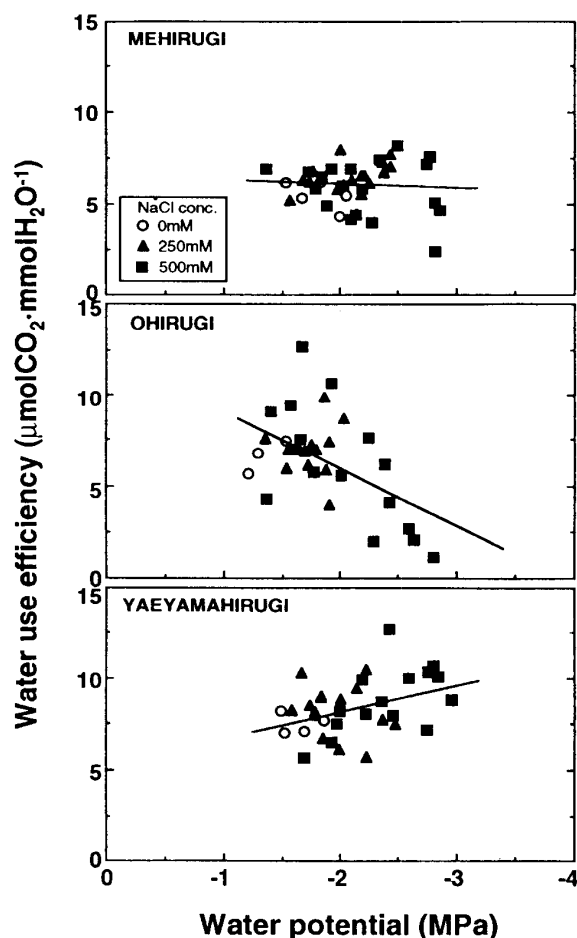


Fig. 11. Relationships between water use efficiency and leaf water potential under acute stress conditions. See Fig. 7 for the symbols and measurement conditions.

中間型の気孔を、オヒルギは小型の気孔を多く有した。気孔密度と孔辺細胞長の積はメヒルギで大きく、オヒルギとヤエヤマヒルギがほぼ同じ値を示した。調査した3種ヒルギの気孔は葉の表にはみられず全て裏に分布していた。

Table 1. Comparisons of leaf water potential and medium water potential under natural conditions in Okinawan mangroves.

種名	Leaf water potential	Medium water potential
Mehirugi (<i>Kandelia candel</i>)	-3.16 MPa	-2.61 MPa
Ohirugi (<i>Bruguiera gymnorrhiza</i>)	-2.81 MPa	-2.72 MPa
Yaeyamahirugi (<i>Rhizophora stylosa</i>)	-3.20 MPa	-2.61 MPa

Note : Measurement was performed at noon on Jan.11, 1993 at KESAJI.
Temperature and PAR was 24°C and 2100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively.
Water potential of the stream near the tree was -1.31MPa.

Table 2. Comparisons of stomatal frequency and somatal length in Okinawan mangroves.

Species	Stomatal frequency (no. $\cdot\text{mm}^{-2}$)	Stomatal length (μm)	SF \times SL ($\mu\text{m}\cdot\text{no.}\cdot\text{mm}^{-2}$)
Mehirugi (<i>Kandelia candel</i>)	124.4 \pm 6.1	40.6 \pm 2.0	5050.6
Ohirugi (<i>Bruguiera gymnorrhza</i>)	139.2 \pm 12.2	31.4 \pm 2.4	4370.9
Yaeyamahirugi (<i>Rhizophora stylosa</i>)	85.8 \pm 10.1	51.7 \pm 1.8	4435.9

考 察

本研究では、沖縄産マングローブであるメヒルギ、オヒルギ、ヤエヤマヒルギを用いて根系のNaCl濃度変化に対する葉の光合成速度、葉の水ポテンシャル及び浸透ポテンシャルの反応を詳細に調べた。その結果、根系の水ポテンシャルの低下に対する反応には種間差異が認められた。また、葉の気孔密度と孔辺細胞長にも差異が認められ、特殊環境に生育するための様々な適応形態を有していることが再確認できた。

ヒルギ科植物の光合成能力については、これまでいくつかの報告^{1,2,3,4,14)}がある。その最大値を比較すると15~17 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ であり、本研究の結果とほぼ一致している。また、ヒルギ科の植物の光合成速度は根系のNaCl濃度の上昇に伴って低下する^{3,6,7,19)}。本研究において50mM づつ根系のNaCl濃度

を上げると、葉の光合成速度は調査した3種とも低下した。しかし、その低下はメヒルギにおいて低濃度域で生じ、ついでオヒルギ、ヤエヤマヒルギの順でみられた。

ヤエヤマヒルギが自生している沖縄本島慶佐次の河口付近の水ポテンシャルは -1.31MPa であった。これより下流にはヤエヤマヒルギのみが群落を形成していた。また、干潮時のヤエヤマヒルギの根系部の水ポテンシャルは -2.6MPa であった。根系の水ポテンシャルは川の上流に行くにつれ海水の影響が減少するため高くなる。 -1.31MPa という値は実験室で得られた 200mM 区の水ポテンシャルと一致する。メヒルギ及びオヒルギ群落の実際の水ポテンシャルは -1.31 以上であることが、慶佐次の調査からいえる。これは、メヒルギ及びオヒルギが 200mM 区において生育可能であったことと、根系の水ポテンシャルが -1.31MPa の自然環境下で群落を構成していることと一致している。また、メヒルギの NaCl に対する耐性は実験室においても自然環境下においても弱く、逆にヤエヤマヒルギは NaCl 耐性が強いことが NaCl 濃度に伴う光合成能力の変化から明きらかになった。

3種ヒルギの葉の水ポテンシャル及び浸透ポテンシャルは、 NaCl 濃度変化に伴い異なった反応を示した。3種に共通していることは、根系部に NaCl を与えない場合でも葉の水ポテンシャルが -1.5 から -2.0MPa と低く、積極的に根系から塩類を取り込んで葉に蓄積している点である。 -1.5MPa という値は、通常的高等植物では枯死してしまう値である。ヒルギは塩類を葉に取り込み浸透ポテンシャルを調節する特異的な機能を有し、一旦根系部の水ポテンシャルが低下した状況下においても水の吸収を維持でき、光合成を正常に保つメカニズムを有していると考えられる。ヒルギ科の植物は、 NaCl を与えない培地による栽培において枯死し、根系に NaCl 処理を施すと葉内の Na^+ 及び Cl^- が増加することが知られている¹⁹⁾。オヒルギの初期生育は 0.6% NaCl 状況下において最も促進されることも知られている⁹⁾。これらの報告と本研究の結果から、ヒルギ科植物は葉の水ポテンシャルの調節に Na^+ 及び K^+ イオンを積極的に利用していると考えられる。

メヒルギの特性は葉の水ポテンシャルに比べ葉の浸透ポテンシャルが高いことである。これは、葉の細胞内部（シンプラスト）より外部（アポプラスト）の方が液の濃度が濃いことを示しており、通常は考え難い。一般的に高等植物の生育状況下では、水ポテンシャルが浸透ポテンシャルより高い値を示し、ヒルギ科の植物においても同じであった¹⁷⁾。メヒルギにおいては葉の水ポテンシャルの低下が大きいときに起こる細胞内部と外部液の水ポテンシャルの逆転の現象が常にみられた。これは、メヒルギが水ポテンシャルが低い状況でも細胞内部に水を供給できる特殊なメカニズムを持つことで塩に対する耐性を強化しているものと考えられる。

オヒルギの特性は、他の2種に比べ同程度の塩処理における葉の水ポテンシャルが高いことである。このことは、高 NaCl 濃度下において根系での選択的な水の透過が行われていることを示唆する。ヒルギ科の植物は形態的特性として特別な気根を持つ。中でもオヒルギには屈曲膝根が発達している。この屈曲膝根は他の気根に比べ活発に呼吸をおこなっていることも知られている¹²⁾。これらのことより、オヒルギは根の呼吸により得られたエネルギーを利用して水の濾過をスムーズに行い、塩分濃度の高い環境下でも水の選択的透過を可能にしていると考えられる。

ヤエヤマヒルギの特性は葉の水ポテンシャル及び浸透ポテンシャルの値が他の種に比べ低いことである。このことは、根系に塩類が少ない場合でも、また、高濃度 NaCl 状況下においても葉及び細胞内部まで塩類を取り込み、根系における選択的透過の割合が低いことを示唆している。言い替えるならば、ヤエヤマヒルギは細胞内部の水ポテンシャルが海水に近い状況下でも光合成機能が停止しない特殊な細胞オルガネラを有していると言えよう。このような特異的なオルガネラを持つ植物の細胞構造は、陸上的高等植物よりも海藻類により近いものと考えられる。

3種ヒルギの葉の光合成速度は気孔による支配が大きいことが明らかとなった。そこで NaCl 耐性と気孔形態がどのように関係しているのか考察する。3種ヒルギの光合成は C_3 植物の特性を有しているが、気孔密度は多くの C_3 植物の気孔密度に比べ小さく¹⁵⁾、他のマングローブ数種についても同様であ

る¹⁴⁾。3種の気孔密度は、 $100\text{個}\cdot\text{mm}^{-2}$ 前後でありCAM型光合成植物の気孔密度に類似している¹³⁾。CAM植物は主に乾燥地域に生息し、葉は多肉でその気孔密度は小さく孔辺細胞長は大きい。これは、蒸散量を少なくし乾燥状態に耐えるように発達した形態と考えられている。3種のヒルギの気孔形態はCAM植物のそれに類似している。生育地の根系の水ポテンシャルは低く、ある種の水ストレス状態と同様であることから、3種ヒルギは小さな気孔を少なく持つことで蒸発散量を抑え根系のNaCl耐性を援護しているものと考えられる。3種間で気孔形態を比較すると、最もCAM型に近いのはヤエヤマヒルギであった。メヒルギとオヒルギを比較すると、気孔密度はオヒルギで孔辺細胞長はメヒルギの方が大きい値を示した。気孔密度と孔辺細胞長の積で比べるとメヒルギが大きく、オヒルギはヤエヤマヒルギとほぼ同じ値であった。NaCl耐性としての気孔形態は、ヤエヤマヒルギが最も発達しており、次にオヒルギそしてメヒルギの順にあると考えられる。以上、3種ヒルギの根系のNaClに対する反応を検討したが、それらをまとめると以下ようになる。

メヒルギの光合成能力は、根系のNaCl濃度が200mMに達するまで3種間で最大である。また、光合成の光飽和点が高く、合計気孔長も高く、低NaCl及び強光条件下が生育に適している。NaClの濾過は主に葉の細胞膜の段階で行い、NaCl耐性は3種間で最低であった。根系の水ポテンシャルが低い環境では、葉から活発に蒸散を行い水を大量に消費することはできない。また、細胞膜による選択的水の透過が可能となるNaClの限界濃度は低いと考えられる。

オヒルギの光合成速度は3樹種中最低であった。ところが、光飽和点が低く光要求量は少ないことから、群落内弱光条件下で幼植物時期を過ごすのに有利な特性を有していると考えられる。また、NaClは主に根において除去し、莖や葉には低い濃度の状態で供給していると考えられる。葉の細胞膜におけるNaCl除去能力が優れているか否か、本研究の結果から断言できない。しかし、合計気孔長は小さく水の損失を抑える葉の形態を有し、根における水の透過への負担を抑え総合的にみたNaCl耐性はメヒルギより強いといえる。

ヤエヤマヒルギは高濃度の細胞内NaClに耐えることのできる葉の細胞オルガネラを有していると考えられる。光合成特性としては、光飽和点が高く光要求量が多い。3樹種中最もCAM植物に近い気孔形態を有しているために水の要求量が少ない。水利用効率は3種中最大であり、また、NaCl濃度の上昇に伴って増加した。これは、高濃度のNaCl状況下で同量の水に対する光合成能力が増加していることを示しており、少量の水を有効に利用する特性を有している。

摘 要

高濃度の根系NaCl条件下で生育する3種ヒルギを用いて、徐々にNaCl濃度を上げた場合と、急激に上げた場合の処理を行い、そのときの葉のガス交換と水ポテンシャルを測定しNaCl耐性の違いを検討した。得られた結果の要約は以下の通りである。

- 1) 徐々にNaCl濃度を上げたときの3樹種の光合成速度及び気孔伝導度は、それぞれ異なったNaCl濃度において低下した(図1, 2)。また、光合成速度と気孔伝導度との間には高い正の相関関係が認められ(図3)、気孔による支配が大きいことが明らかとなった。処理後11週目の光-光合成曲線は、NaCl濃度の変化に伴い3樹種とも異なる反応を示した(図5, 6)。
- 2) 急激にNaCl処理を行ったときの光合成速度及び気孔伝導度と葉の水ポテンシャルとの関係から(図7, 8, 10)、メヒルギ及びオヒルギでは光合成速度の急速な低下がみられたが、ヤエヤマヒルギは葉の水ポテンシャルが -3.0MPa に至るまで低下しなかった(図7)。光合成速度と気孔伝導度との間には、徐々に処理した場合と同様に高い正の相関関係が認められた(図9)。
- 3) 3種ヒルギの葉の水ポテンシャルと水利用効率との関係を検討したところ、ヤエヤマヒルギは水

ポテンシャルの低下にともなって水利用効率が上昇した（図11）。

- 4) 調査した3種のヒルギの気孔密度は $100\text{個}\cdot\text{mm}^{-2}$ で、CAM植物に近い特性を有し、気孔は葉の裏面に分布していた（表2）。

以上より、ヤエヤマヒルギは大きい気孔を少なく有し、高濃度のNaClに耐えることのできる細胞オルガネラを持つことが、高NaCl条件下での生育を可能にしていると考えられる。

引用文献

1. Ball, M. C. and C. Critchley 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, *Avicennia marina*, grown under different light regimes. *Plant Physiol.*, 70 : 1101–1106
2. Ball, M. C. and G. D. Farquhar 1984. 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
3. Ball, M. C. and G. D. Farquhar 1984. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiol.*, 74 : 7–11
4. Boyer, J. S. 1966. Isopiestic technique: Measurement of accurate leaf water potentials. *Science*, 154 : 1459–1460
5. 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
6. 古谷茂貴 1991. 塩類濃度がマングローブの光合成に及ぼす影響. 科学技術庁科学技術振興調整費による生活・地域流動研究, 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3年度調査研究報告書, pp.12–15
7. 古谷茂貴 1992. Effects of salinity on growth, photosynthesis, stomatal diffusive conductance in mangrove. *熱帯農業*, 36 (別2) : 12–13
8. Graan, T. and J. S. Boyer 1990. Very high CO_2 partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. *Planta*, 181 : 378–384
9. Lin, G. and L. da S. L. Sternberg 1993. Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *J. Exp. Bot.*, 44 : 9–16
10. 加藤茂・杉二郎 1991. マングローブ植物オヒルギの初期生育と塩環境. 科学技術庁科学技術振興調整費による生活・地域流動研究, 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3年度調査研究報告書, pp.146–155
11. 川満芳信・比屋根真一・野瀬昭博 1994. サトウキビ葉身の光合成速度及び気孔伝導度に及ぼす各種環境要因の影響. *琉大農学報*, 41 : 127–137
12. 北宅善昭・矢吹萬寿・清田信・北野高司・谷晃・相賀一郎 1991. マングローブ気根のガス交換, 科学技術庁科学技術振興調整費による生活・地域流動研究. 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3年度調査研究報告書, pp.156–163
13. Kluge, M. and I. P. Ting 1978. *Crassulacean Acid Metabolism*. *Ecological Studies Vol.30*. Springer-Verlag
14. Kuraisi, S., N. Sakurai and H. Miyauti 1990. Measurements of the water economy of mangrove leaves. In *Measurement techniques in plant science*. pp.151–163
15. 森永邦久 1989. カンキツの光合成の向上と果実生産に関する研究. *四国農試報*, 57 : 135–205
16. 中須賀常雄・馬場繁幸・伊藤和昌 1982. 沖縄の海岸林に関する研究 (II) 西表島船浦湾の海岸林. *琉大農学報*, 29 : 231–239
17. Rada, F., G. Goldstein, A. Orozco, M. Montilla, O. Zabala and A. Azocar 1989. Osmotic and turgor

- relations of three mangrove ecosystem species. *Aust. J. Plant Physiol.*, 16 : 477–486
18. Tomlison, B. P. 1986. *The Botany of mangroves*. pp.413. Cambridge Univ. Press, New York
 19. Werner, A. & Stelzer, R. 1990. Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant Cell Environ.*, 13 : 243–255