

樹木枝葉の水分特性と環境適応性

丸山 潤



樹木枝葉の水分特性と環境適応性

目次

I. 序論	1
II. 水分特性の測定法	5
1. 植物の水分状態と水分特性—その定量化の意義	5
2. P-V曲線法による水分特性の測定	6
III. 日本産主要樹種の水分特性	20
1. 材料と方法	20
2. 結果	23
3. 考察	38
IV. 環境条件と水分特性	47
—乾燥—	47
1. 材料と方法	48
2. 結果	51
3. 考察	62
—低温—	67
1. 材料と方法	68
2. 結果	70
3. 考察	76
V. 総合討論	81
VI. 謝辞	91
引用文献	92

I. 序 論

細胞間の空隙や水の抜け落ちた細胞を除いて、植物体の大部分は水で満たされている。代謝の場を維持し、成長を続け、膨圧により形状を維持する上で、水は重要な役割を果たしており、種の分布や成長を左右する主要因の一つである。

植物体の生育の源となっているのは、光合成による二酸化炭素の同化であるが、気孔を通じて二酸化炭素を取り込む過程で、同時に気孔から大量の水蒸気を放出する。光合成や蒸散によって消費される水は、大きな樹木の場合1日に数十から数百リットルにもおよぶが、そのうち光合成に使われるのは1%以下で、これに物質代謝に必要な量を加えても、使われるのは全量の5%以下に過ぎない。したがって、95%以上の水は、単に樹体を通過するだけで大気中に拡散されることになる。

植物は水を求めて移動することができないので、こうして必要以上に大量に消費される水のほぼ全量を、土壌からの吸水によって補わなければならない。水分状態が十分であれば、植物の葉細胞群は数MPa (MPaは圧の単位で、1 MPa=10bar) もの膨圧を保ち、形状を維持するとともに、ガス交換や代謝などの生理機能も円滑に行われる。しかし蒸散の盛んな日中は根からの吸水が蒸散に追いつかず、植物体はしばしば水欠差を生じる。

植物体に水欠差が生じると、まず細胞の拡大成長が抑制される (Boyer 1968)。この段階では光合成速度は影響を受けないが、細胞の拡大成長が抑制される結果、光合成器官、すなわち葉の総量が抑制されるので、結果的に成長量、収量は低下する。次いでタンパク合成の抑制 (Hsiao 1970)、クロロフィル形成の抑制 (Virgin 1965) が起こり、アブサイシン酸合成が促進される (Zabada 1974)。さらに水分状態が悪化すれば、気孔コンダクタンス、光合成速度が低下し (Hsiao 1973)、木部通導抵抗が上昇する (Boyer 1971)。土壌水分が低下すると土壌から植物体への水移動に対する抵抗も上昇する (Gardner & Ehlig 1962) ので、木部通導抵抗の上昇と合わせて、植物体の水欠差はさらに増大する。

このように、水分状態の悪化により、植物体のおかれている状態が成長、物質生

産、代謝などの機能に最適な条件を満たさなくなれば、植物体は水ストレス (water stress) 状態にあるという。水欠差の増大により膨圧を失うと、植物体は肉眼的に観察されるしおれを引き起こし、しおれの状態が続けば枯死にいたる。

蒸散の大部分は、気孔を通じて二酸化炭素を取り込む過程で起こるので、光合成活動の盛んなどに蒸散も大きくなる。特に生育期間の日中には、気温が上昇して水蒸気飽差が増大するため、蒸散によって失われる水の量は多くなる。その結果、しばしば植物体は水ストレス状態に陥り、葉のしおれや気孔閉鎖による光合成の低下を通じて成長に重大な影響を受ける場合がある。

1年生作物の場合は、生育期を終えると多くは種子の形で次の生育期を迎えるので、水ストレスはその生育期の成長と収量を左右するが、次の生育期の成長に与える影響は小さい。しかし連年成長を続ける樹木では、春期の肥大成長や新葉の展開は、主として前年の貯蔵養分によってまかなわれるので、成長期の水ストレスは翌年以降の成長にも大きな影響を与える。たとえば、*Pinus resinosa*の年輪幅は、その年と前年の降水量、水欠差を加えたものに大きく左右される (Zahner & Donnelly 1967)。同じ樹種でも、乾いた尾根筋や風衝地と比べ、湿った谷筋や雲霧帯で樹高は高く育つが、これは、立地による水ストレスの違いが積み重ねられた結果と考えられる。

植物は、水分環境に対する耐性に応じて湿地から砂漠まで様々な立地、環境に生育している。さらに、気候変動やギャップの形成などの環境変動に対し、適応性の幅に応じて消長を繰り返してきた。現在の植物の成長や分布は、これらの結果が反映されたものである。近年の気候変動予測においては、大気中の二酸化炭素濃度の上昇による将来的な気温上昇が懸念されているが、気温上昇は大気の乾燥化を伴うことから、植物の水分環境は、今後植物の分布や成長を左右するより重要な限定要因となることが予想される。例えば、関東平野におけるスギ衰退の一因として、高温・乾燥化による水ストレスが考えられている (松本他 1992)。したがって、植物の水分状態を評価し、水分環境に対する耐性、抵抗性、さらに適応性を明らかにすることは、現時点における植物の分布、成長を理解するばかりでなく、将来的な気候変動に伴う種の分布、消長、および成長を予測する上で、重要な意味を持つと考

えられる。

植物体の水分状態を表すには、含水量、含水率等の水の量的な概念や、水ポテンシャル (Ψ_w)、木部圧ポテンシャル (XPP: xylem pressure potential) という水の状態の概念が用いられる。植物の水ストレスを評価するには、先ず第一にこうした植物体内の水の量や状態を把握しなければならない。しかし、水ストレスの評価には浸透ポテンシャル (Ψ_s) や圧ポテンシャル (Ψ_p) なども不可欠の情報であり、水の量や状態から水ストレスを評価する場合、後述するように、これらの値や相互の関係といった水分特性を把握する必要がある。

水分特性は、水分環境に対する植物の耐性、抵抗性を評価する上で重要な指標となる。さらに水分特性は、葉齢、葉位などの樹体自身の要因だけでなく、光、温度、水分状態などの樹体を取りまく環境要因によっても変動するので、植物の環境適応性を知る上でも、重要な指標と考えられる。

乾燥耐性、適応性の論議は一般に成長、形態形成と関連づけて行われるので、その大部分は春季から秋季の着葉期、成長期に限られる。落葉樹では、落葉期の蒸散はほぼゼロであり、常緑樹の場合も、冬季の蒸散量は成長期と比べて極くわずかで (Morikawa 1971)、冬季に降水量の少ない日本太平洋側でも、乾燥問題が論議の対象になることは少ない。しかし冬季には、蒸散による水ストレスが成長期と比べて著しく小さい反面、細胞外凍結による脱水が原因で、水ストレスを引き起こす場合がある。たとえばスギの場合、晩秋から初冬にかけて凍害が発生しやすいが (堀内 1976)、これは細胞外凍結による脱水が主な原因と考えられている (酒井 1982)。土壌や幹、枝の凍結により水の供給が長期間停止すれば、やはり水ストレスを引き起こす。寒風害と呼ばれる低温による傷害も、水ストレスが主な原因であり、膨圧の維持が被害回避に大きく関与しているという (土井 1984)。したがって、植物の水分環境に対する耐性、適応性を評価する場合、成長期の乾燥だけでなく、冬季の低温による影響を検討する必要がある。

以上のような背景を踏まえ、本研究では、先ず植物の水分特性の測定法を確立するため、P-V曲線法の導入を図ることから研究を始めた。そしてP-V曲線法に

より日本産主要樹種の水分特性を調べ、水ストレスに対する抵抗性の種特性を検討した。材料には、幅広い範囲の樹種を調べる目的で、落葉広葉樹として関東の山地からミズナラとダケカンバ、平野部からクヌギとコナラを、常緑針葉樹として同じく山地からウラジロモミ、平野部からヒノキとサワラ選んだ。水ストレスに対する抵抗性は、圧ポテンシャルの維持し易さの程度から評価した。

さらに、植物体内の水分環境を左右する主要因として乾燥と低温の二つを取り上げ、これらの要因が水分特性に与える影響を通じて、水分環境に対する適応性を検討した。材料には、以下の理由から環境適応性の幅が広いと思われる樹種としてスギを選んだ。スギは、土壌から葉までの水分通道に対する抵抗が大きいため、蒸散に対する吸水の遅れから、水ストレスを受けやすく（松本他 1992）、天然林の分布は年降水量1,500mm以上の地域に限られる（前田 1983）。一方で、造林適地では40mを超える高さまで育ち、高さによる乾燥条件に適応しているといえる（丸山他 1989）。また、暖温帯から冷温帯まで気温的にかかなり広い範囲にわたって分布しており（前田 1983）、札幌では冬季に -25°C の凍結にも耐えうるという（堀内・酒井 1973）。これらのことは、スギの乾燥や低温に対する適応性の幅が、広いことを示唆している。

II. 水分特性の測定法

1. 植物の水分状態と水分特性—その定量化の意義

水分状態の評価には、含水量、含水率等の水の量的な概念や、水ポテンシャル (Ψ_w)、木部圧ポテンシャル (XPP: xylem pressure potential) という水の状態の概念が用いられる。樹体内の水は、溶質による浸透圧 (π) や、膨圧、木部負圧などの圧力、表面張力、重力のため、大気圧下の純水と異なった状態にある。水ポテンシャル (Ψ_w) とは、大気圧下の純水を基準 (0) にして水の状態を表すパラメータで、単位には圧 (MPa, 1MPa=10Bar) を用いる。

Ψ_w は、溶質が溶け込むことによって生じる浸透ポテンシャル ($\Psi_s = -\pi$)、圧力によって生じる圧ポテンシャル (Ψ_p)、表面張力によって生じるマトリックポテンシャル (Ψ_m)、重力によって生じる重力ポテンシャル (Ψ_g) の和で表される。すなわち、

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$$

Ψ_s は、生細胞内では、浸透的水輸送や、膨圧維持のための浸透調節 (osmotic adjustment, Hsiao et al. 1976) にかかわる重要な値であるが、木部では、樹液はほぼ純水で 0 に近く、無視できる。 Ψ_p は、膨圧のようにプラスの場合と木部負圧のようにマイナスの場合があって、葉では気孔開閉や物質代謝を通じて重要な値であり、木部では樹液の水ポテンシャルを決定する主要因である。 Ψ_m は、土壌では水ポテンシャルを決定する主要因となるが、植物体内ではかなりの水欠差を起こさない限り十分小さく、無視できる。 Ψ_g の高さによる勾配は 0.01MPa m^{-1} と小さく、一般に問題にならないことが多い。ただし、樹高数十mにも達する高木では、後述のように、上部と下部の水ポテンシャル差に大きな影響を与える。通常は枝葉の場合、 Ψ_m 、 Ψ_g は Ψ_s 、 Ψ_p と比べて十分小さく無視できるので、水ポテンシャル (Ψ_w) は、浸透ポテンシャル (Ψ_s) と圧ポテンシャル (Ψ_p) の和で表される ($\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$) (Warren-Wilson 1967a,b)。

葉の水分状態は含水率や木部圧ポテンシャル (XPP)、水ポテンシャル (Ψ_w) で表されることが多いが、これらの測定だけでは、形状の維持や成長に重要なもう一つのパラメータである圧ポテンシャル (Ψ_p) が評価できず、水ストレスを論議する上で不十分さがある。たとえば以下のように、A、Bの植物の Ψ_w が -2MPa で同じであったとしても、浸透ポテンシャル (Ψ_s) が異なれば Ψ_p も異なる。

$$A: -2\text{MPa} (\Psi_w) = -3\text{MPa} (\Psi_s) + 1\text{MPa} (\Psi_p)$$

$$B: -2\text{MPa} (\Psi_w) = -2\text{MPa} (\Psi_s) + 0\text{MPa} (\Psi_p)$$

この場合、Aでは十分圧ポテンシャルを維持しているが、Bでは圧ポテンシャルを失ってしおれを起こしており、同じ状態にあるとは言えない。

日中蒸散を行っているときの Ψ_w は、湿地林の $-0.4 \sim -0.5\text{MPa}$ から砂漠植物の -8MPa 以下と種や立地によって大きく異なっているが (Scholander et al. 1965)、 Ψ_p を失う Ψ_w の値も異なっており、 Ψ_w の値だけでは水ストレスを評価するには不十分である。これは例にあげたA、Bの植物にみられるように、主として浸透ポテンシャル (Ψ_s) の違いによるもので、水ストレスを評価する場合、含水率やXPP、 Ψ_w だけでなく、 Ψ_s 、 Ψ_p も考慮に入れる必要がある。

2. P-V 曲線法による水分特性の測定

Ψ_p の値を直接得ることは困難で、多くは Ψ_w と Ψ_s の差 ($\Psi_p = \Psi_w - \Psi_s$) から求められる。

Ψ_w の値は、染色法 (Knipling 1967)、サイクロメータ法 (Richards and Ogata 1958) などで測定されるが、測定が煩雑であったり、長時間を要するなどの困難さがある。Scholanderら (1964, 1965) は、木部の負圧をプレッシャーチャンバーで測定する簡便な方法を導入した。この方法で得られる木部圧ポテンシャル (XPP) は多くの場合 Ψ_w と 1:1 の関係にあり (森川・丸山 1987)、短時間で簡便に測定できるプレッシャーチャンバー法は、葉の水ポテンシャルを求めるのに広く用いられている。

Ψ_s の値は、組織を殺して得た細胞の搾汁液の浸透圧から直接求められてきた。し

かしこの方法によれば、試料を殺すことで細胞内液に細胞壁や細胞間隙の水、木部樹液などが加わって細胞内液が薄まり、 Ψ_s が過大評価されるおそれがある (Richter et al. 1980, Markhart et al. 1981, 丸山・森川 1983)。

Ψ_p が 0 のとき、 $\Psi_w (= \Psi_s)$ は van't Hoff の浸透圧の法則から、次式で表される。

$$\Psi_w = \Psi_s = -\pi = -RTNs/V \quad (\Psi_p = 0) \quad (1)$$

V は細胞内液量、Ns は細胞内液にとけ込んでいる溶質 osmole 数である。Ns が短時間で変化しないと仮定して、RTNs を定数 C とおけば、(1) 式は、

$$\Psi_w = \Psi_s = -C \cdot 1/V \quad (\Psi_p = 0) \quad (2)$$

となる。すなわち、 $\Psi_p = 0$ のとき、 Ψ_w 、 Ψ_s と V は、一方を逆数にとれば、直線関係になる。

十分吸水した葉、または葉条枝から徐々に水分を失わせ、試料の含水量と Ψ_w を順次測定し、含水量と $1/\Psi_w$ の関係をプロットすれば、図-1の曲-直線が得られる。 Ψ_p が 0 のとき $1/\Psi_w$ と V は直線関係になるので、この右下の直線部分とその延長は、 $1/\Psi_w (= 1/\Psi_s, \Psi_p = 0)$ と含水量 V の関係を表している。また、直線の延長部分 ($RWC > RWC_{t\text{p}}$; t\text{p}: turgor loss point、後述) から、 $\Psi_p > 0$ のときの $1/\Psi_s$ と含水量の関係が得られる。この延長部分と曲線との差は Ψ_p による上昇分である。この曲-直線は P-V 曲線 (pressure-volume curve) と呼ばれるもので、プレッシャーチャンバーによる Ψ_s 、 Ψ_p の測定法として Scholanderら (1964, 1965)、Tyree と Hammel (1972) によって導入された。水ポテンシャルの測定に熱電対湿度計を用いた方法 (Richer 1978a, Wilson et al. 1979) でも同様にして Ψ_s 、 Ψ_p は求められるが、測定の簡便さからプレッシャーチャンバーによる方法が広く取り入れられている。

P-V 曲線を作成する場合、十分吸水したときの全生細胞内液量 (V_0)、十分吸

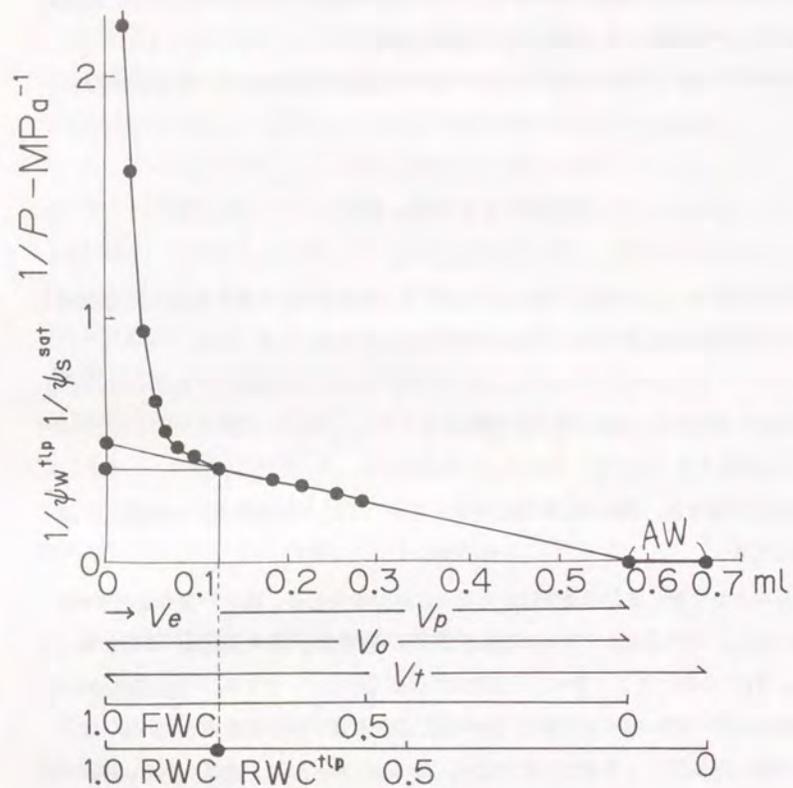


図-1 ミズナラのP-V曲線(7月28日)
Pressure volume curve of *Quercus crispula*(July 28)

Vt: 十分吸水したときの全水分量(十分吸水したときの葉の重量-葉の絶乾重)、
Ve: 葉から失われる水の量、Vo: 十分吸水したときの全生細胞内液量、Vp: 初
発原形質分離を引き起こすときの全生細胞内液量、FWC: 相対自由水量(free
water content)、RWC: 相対含水率(relative water content)、AW: アポプラス
ト水(apoplastic water)

Vt: volume of total water at full turgidity, Ve: volume of water expressed, Vo:
volume of symplasmic water at full turgidity, Vp: volume of symplasmic water at
turgor loss, FWC: free water content, RWC: relative water content, AW: apoplastic
water

水したときの全水分量(Vt)、葉から失われる水の量(Ve)などの絶対量は試料
の大きさや種による変動が大きいので、含水量を表すのに相対含水率(RWC:
Relative Water Content)または相対自由水量(FWC: Free Water Content, Hellkvist et
al. 1974)といった相対値を用いる(図-1)。RWC、FWCは、

$$RWC = (V_t - V_e) / V_t \quad (3)$$

$$FWC = (V_o - V_e) / V_o \quad (4)$$

として求める。

図-1のたて軸に Ψ_w を、横軸に $1/RWC$ をとれば、もう一つのP-V曲線
(Richter 1978b, Richter et al. 1980, Sinclair & Venables 1983)が得られる(図-
2)。このP-V曲線は、図-1と比べて Ψ_w 、 Ψ_s 、 Ψ_p の値が読みとり易い便利
さがある。

いずれもP-V曲線からは、 Ψ_w 、 Ψ_s 、 Ψ_p 、RWC、FWCなどの相互関係だ
けでなく、細胞が膨圧を失って、初発原形質分離を引き起こすときの水ポテンシ
ャル Ψ_w^{tip} (tip: turgor loss point)および相対含水率 RWC^{tip} 、十分吸水したときの浸
透ポテンシャル Ψ_s^{sat} (sat: saturated)など、植物細胞の水分特性を知る上で重要な諸
数値が、比較的容易に得られる。なお、図-2で横軸に $1/RWC$ をとってP-V
曲線を作成する場合、 $V_t \neq V_o$ であれば、

$$1/\Psi_s = a \cdot RWC + b \quad (5)$$

$$\Psi_s = 1 / (a \cdot RWC + b) \quad (6)$$

a、bは定数

となり、 Ψ_s と $1/RWC$ とは厳密には双曲線の関係になるので、得られる諸数値に
誤差を生ずるおそれがあり、注意を要する(Tyree and Richter 1981、丸山・森川 1983
)。横軸に $1/FWC$ をとれば、

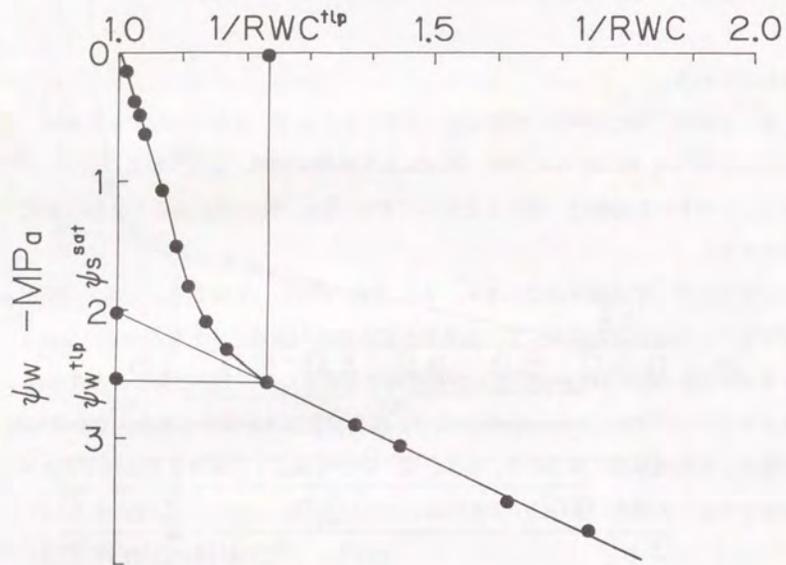


図-2 ミズナラのP-V曲線 (7月28日)
Pressure volume curve of *Quercus crispula* (July 28)

$$1/\Psi_s = FWC \quad (7)$$

$$\Psi_s = 1/FWC \quad (8)$$

となり、 Ψ_s と $1/FWC$ は直線関係になるので、こうした誤差は生じない。

柔軟で弾性に富んだ細胞壁を持つ細胞では、水分の低下、すなわち葉細胞の体積の減少に対して、細胞壁が急速に収縮するため、細胞壁に生じている圧力（圧ポテンシャル、 Ψ_p ）の低下の割合は小さい。逆に、強く弾性に乏しい細胞壁を持つ細胞では、水分の低下—葉細胞の体積の減少に対する細胞壁の収縮が小さく、急速に Ψ_p が低下する。その結果、前者は後者に比べ、水分の低下に対する Ψ_w の低下の割合も小さい（図-3）。細胞壁の体積弾性係数（bulk modulus of elasticity, ϵ ）は、このような細胞壁の物理的性質を表すパラメータで、細胞の体積変化に対する Ψ_p の変化の割合から求められる。すなわち、

$$\epsilon = V \cdot d\Psi_p / dV \quad (9)$$

このほかに ϵ の求め方はいくつか提唱されており、TyreeとHammel (1972) は、

$$\Psi_p = \epsilon \{ (V_0 - V_e - V_p) / V_p \}^n \quad (10)$$

として ϵ を求めた。Warren-Wilson (1967b) は、 Ψ_p とRWCの関係の傾き a から

$$\epsilon = RWC^{tip} \cdot \tan a \quad (11)$$

とした。Hellkvistら (1974) は、

$$\Psi_p = \Psi_{pmax} \cdot \exp(-\alpha V_e / V_0) \quad (12)$$

$$\epsilon = \alpha \cdot \Psi_p \quad (13)$$

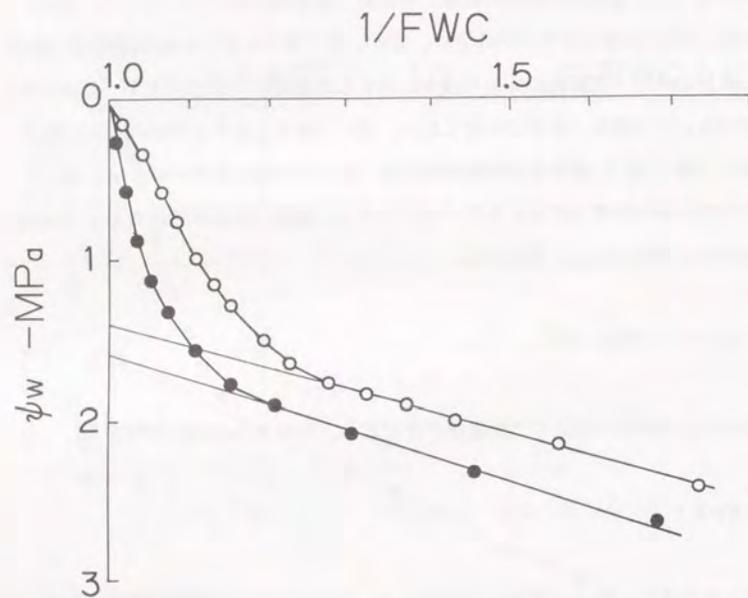


図-3 イタヤカエデ (○) とマテバジイ (●) のP-V曲線
Pressure volume curves of *Acer mono* Maxim.(○) and *Lithocarpus edulus* Nakai(●)

として求めた。他に、膨潤状態に近い細胞の Ψ_p から、

$$\varepsilon_{\max} = d\Psi_p / d \{ (V_o - V_e - V_p) / V_p \} \quad (14)$$

として求める方法もある (Cheung et al. 1976)。図3のイタヤカエデとマテバジイについて、以上の方法から求めた ε の値を表1に示す。いずれの方法でもマテバジイ>イタヤカエデの関係は変わらない。しかし植物細胞では、体積変化に対する Ψ_p の変化が一定でないため、求める方法によって ε の値は異なってくるので、比較には注意を要する (Cheung et al. 1976, Tyrce 1981)。

表-1 4つの異なった方法により求めたマテバジイ (*Lithocarpus edulus* Nakai, 6月3日) とイタヤカエデ (*Acer mono* Maxim., 6月7日) の細胞の体積弾性係数 (ε , MPa)
Bulk modulus of elasticity (ε , MPa) of *Lithocarpus edulus* Nakai (June 3) and *Acer mono* Maxim. (June 7) calculated by different equations

Equation No.	(10)	(11)	(12,13)	(14)
<i>Lithocarpus edulus</i> Nakai	44.7	28.0	16.0	37.2
<i>Acer mono</i> Maxim.	14.1	8.8	6.1	8.6

ε が大きい場合、含水量の低下に対して Ψ_p は急速に低下するので、 Ψ_p の維持では不利と考えられる。しかし一方で、 Ψ_p の急速な低下により Ψ_w も急速に低下するため、土壌との水ポテンシャル差は大きくなる。吸水の原動力はこの植物体と土壌との水ポテンシャル差なので、 ε が大きい場合、吸水能の点では有利と考えられる。一方 ε が小さい場合、含水量の低下に対して Ψ_p を維持し易い反面、 Ψ_w の低下も遅れるので、吸水能の点では不利となる。 ε の値は、細胞壁の物理的強度も反映していると考えられるが (丸山・森川 1988)、水欠差に対してはこのような有利な面と不利な面の両面を持っており、乾燥抵抗性との関連は明かでない。 ε の乾燥抵抗性への寄与を検討した報告は数多くみられるが (Davies & Lakso 1979, Wilson et al. 1980, Roberts et al. 1981, Wilson & Ludlow 1983, Sobrado 1986, Joly & Zaerr 1987

、Thomas 1987、Rascio et al. 1988、Jensen & Henson 1990)、その評価についてはいまだ確立されていないのが現状である。

次に、P-V曲線による葉の水分特性の実測例をいくつか示す。

陰葉は陽葉と比べ、細胞壁が柔軟で弾性に富んでおり、体積弾性係数(ϵ)が低く、水分含量の低下に対する水ポテンシャルの低下の割合は小さい(図-4)。その結果、前者は後者に比べ、水分含量の低下に対する圧ポテンシャルの低下の割合も小さくなる。

耐乾性の高い樹種では、水分含量の低下に対し、急速に水ポテンシャルが低下して吸水能が高まるとともに、かなり低い水ポテンシャルまで圧ポテンシャルを維持する(図-5)。これに対し、耐乾性の低い樹種では吸水能は低く、また比較的高い水ポテンシャルの値で圧ポテンシャルが0になる。これは、前者が後者に比べ、浸透ポテンシャルが低いことが原因であり、浸透ポテンシャルは耐乾性を左右する主要因といえる。

浸透ポテンシャルは、育った培地や水分状態の前歴によっても変化する場合がある。例えば、乾燥条件下で育った場合、保水性の高い培地や十分灌水した条件下と比べて Ψ_{ssat} の値は低くなる(表-2)。これは浸透調節(osmotic adjustment)と呼ばれる一種の適応現象で、 Ψ_{ssat} の低下にともなって Ψ_{wtp} も低下するので、乾燥条件下ではこれらの植物の耐乾性は高まる。

表-2 異なる条件で育てた苗の葉の、しおれを起こす水ポテンシャル(Ψ_{wtp})と十分吸水したときの浸透ポテンシャル(Ψ_{ssat})
Water potential at turgor loss(Ψ_{wtp}) and osmotic potential at full turgor(Ψ_{ssat}) of leaves of seedlings grown under different conditions

species	nursery	vermiculite	cray soil*	cray soil**
<i>Alnus firma</i>	-	1.24/1.56	1.50/1.82	1.81/2.24
<i>Acacia mearnsii</i>	0.88/0.98	-	1.60/1.87	1.66/1.96
<i>A. auriculiformis</i>	1.17/1.32	1.20/1.33	1.33/1.50	1.70/1.96
<i>A. melanoxylon</i>	0.91/1.01	0.92/1.02	1.65/1.95	1.86/2.17

Ψ_{wtp} / Ψ_{ssat} , -MPa, irrigated each two days(*) and once a week(**)

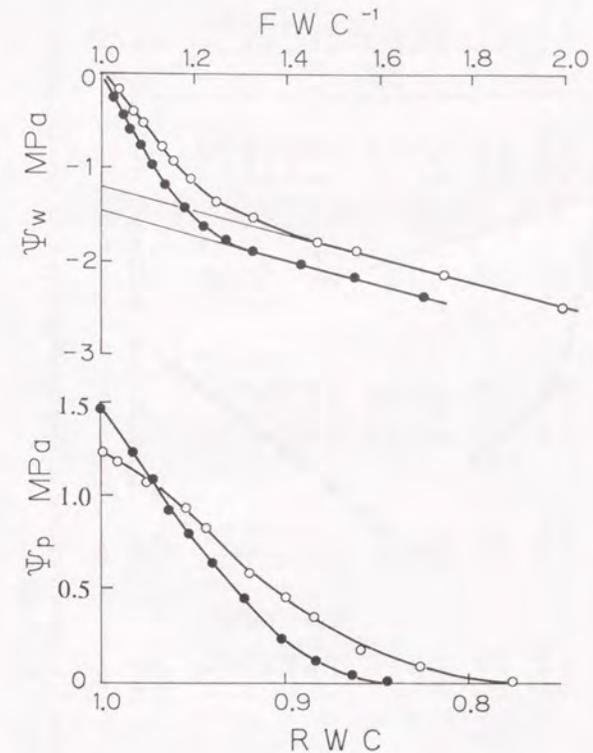


図-4 ミズナラの陰葉(○)と陽葉(●)のP-V曲線(上)と、相対含水率(RWC)と圧ポテンシャル(Ψ_p)の関係(下)
Pressure volume curves of shade leaf(○) and sun leaf(●) of *Quercus crispula* (upper) and relationships between relative water content(RWC) and pressure potential(Ψ_p)(lower)

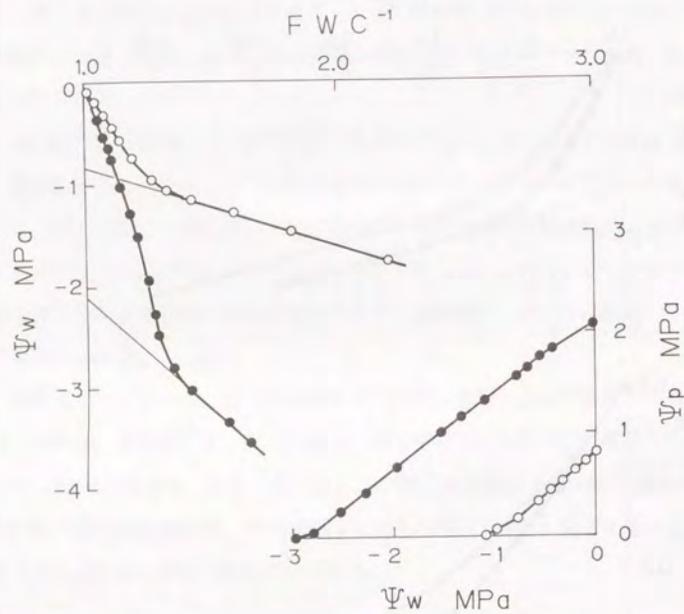


図-5 クロマツ (●) とフサザクラ (○) のP-V曲線 (上) と、水ポテンシャル (Ψ_w) と圧ポテンシャル (Ψ_p) の関係
 Pressure volume curves of *Pinus thurborgii* Parl. (●) and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. (○) (upper) and relationships between water potential (Ψ_w) and pressure potential (Ψ_p)

表-3 スギ成木の梢端部と苗木の葉の水分特性

Water relation parameters of *C. japonica* leaves collected from the top of mature trees and from young seedlings

height	Ψ_{wtp} -MPa	Ψ_{sat} -MPa	RWC _{tp}	$V_o DW^{-1}$	$N_s DW^{-1}$	ϵ
mature trees						
No. 163	2.27	1.48	0.715	1.46	0.87	5.12
"	2.43	1.61	0.720	1.52	0.99	4.93
No. 182	2.29	1.50	0.725	1.42	0.86	5.14
"	2.40	1.49	0.670	1.56	0.94	4.69
No. 295	2.40	1.53	0.705	1.59	0.98	4.79
"	2.43	1.62	0.718	1.59	1.04	5.62
"	2.30	1.47	0.758	1.20	0.71	4.51
seedlings						
"	2.06	1.54	0.759	2.39	1.49	9.70
"	2.06	1.61	0.799	2.05	1.33	11.62
"	1.91	1.37	0.737	3.22	1.78	6.29
"	1.90	1.44	0.759	2.70	1.57	8.86
mean(mature trees)	2.36	1.53	0.716	1.48	0.91	4.97
S.D.	0.07	0.06	0.026	0.14	0.11	0.36
mean(seedlings)	1.98**	1.49	0.764*	2.59**	1.54**	9.11**
S.D.	0.07	0.06	0.026	0.14	0.11	0.36

*, **: それぞれ危険率5%と1%で有意差有り
 *, **: significantly different at level of 5% and 1%, respectively

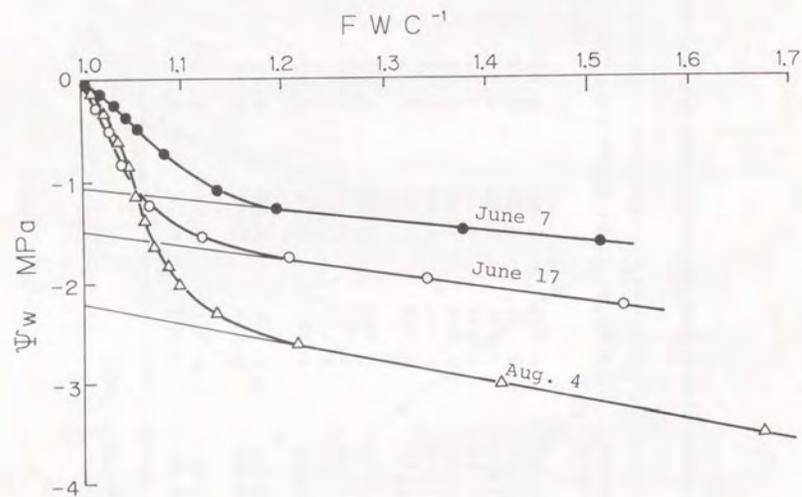


図-6 シラカシのP-V曲線
Pressure volume curves of *Quercus myrsinaefolia* Blume

同じような違いは高さの異なる個体間でも見られることがある。スギの場合、樹高の高い個体の上部では、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_{ssat})、膨圧を失って初発原形質分離を引き起こすときの水ポテンシャル (Ψ_{wtlp}) は、樹高の低い苗木と比べて低い (表-3)。樹高の高い個体の上部では、重力ポテンシャル (Ψ_g) による Ψ_w の低下が大きく、常時乾燥状態におかれる結果、苗木と比べて水ストレスを受けやすい。上部の葉の Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} が低いのも、こうした水分条件の違いを反映したもので、樹木が高く大きく育つための重要な要素になっていると考えられる。

Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} の値は、葉の成熟過程によっても変化する (図-6)。一般に展開後間もない新葉ではこれらの値は高く、成熟葉と比べて水ストレスを受けやすい。成熟過程でこれらの値は低下し、乾燥抵抗性も高まるという。また常緑樹では、秋以降の気温の低下にともなってこれらの値は再度低下する。

以上のように、水分状態から植物の水ストレスを評価するには、含水量・率や水ポテンシャル (Ψ_w) などの測定だけでは不十分で、浸透ポテンシャル (Ψ_s) や圧ポテンシャル (Ψ_p) も把握する必要がある。本章では、これらの値や相互の関係の測定法としてP-V曲線法の有効性を示した。次章では、P-V曲線法により日本産主要樹種の水分環境に対する反応を明らかにする。

Ⅲ. 日本産主要樹種の水分特性

P-V曲線によって得られる水分特性は、水ストレスに対する耐性、抵抗性を評価する上で重要な情報であるが、そのパラメータの値は、様々な条件によって変化するようだ。日本列島は南北に長く、気候帯も様々であり、また降水の量、季節性も地域によって大きく異なる。したがって、水分特性の種特性を比較する場合、葉齢や葉位、季節、環境条件の前歴などの要因が与える影響を把握しておく必要がある。

水ストレスに対する耐性は展開直後の新葉で低く、成熟とともに耐性を獲得するという(Parker et al. 1982他)。たとえば、新しい葉が順次展開していくポプラでは、葉位が増すに従って耐乾性は増大する(Tyree et al. 1978)。こうした植物体自身の要因に加えて、水分環境の前歴(Hsiao et al. 1976他)や温度(O'Neil 1983b他)など、樹体を取りまく環境要因によっても水分特性は変化するという。そこで、日本産主要樹種数種について、水分特性の基礎資料を得る目的で、枝葉の水分特性の季節変化を調べ、水ストレスに対する抵抗性の種特性、および環境条件が水分特性に与える影響を検討した。

1. 材料と方法

測定に用いた樹種の内、ミズナラ(*Quercus crispula*)、ダケカンバ(*Betula ermani*)、ウラジロモミ(*Abies homolepis*)は、那須山系白笹山中腹の大田原管林署管内ミズナラ二次林(標高1,100m)で、クヌギ(*Q. acutissima*)、コナラ(*Q. serrata*)、ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)、サワラ(*C. pisifera*)は、森林総合研究所(茨城県稲敷郡茎崎町松の里)構内の樹木園で、それぞれ採集した。採集の際、高さ(Hellkvist et al. 1974)や光前歴(矢幡 1978、丸山・森川 1983)による違いをさけるため、すべて地上約3m付近の陽あたりの良い枝を選んだ。およそ70cm~1mの長さの枝を切りとったのち、ただちに水切りを行い、実験室に持ち帰ってビニール袋を

かぶせて吸水させた。採集は、ミズナラ、ダケカンバ、ウラジロモミ、クヌギ、コナラは測定の前日に、ヒノキ、サワラは測定当日の早朝に行った。十分吸水した試料の先端付近から、ミズナラ、ダケカンバ、クヌギ、コナラは単葉を、ウラジロモミは軸を含めた複数葉(生重で4~6g)を、ヒノキ、サワラは15cm程度の長さの葉(生重で2~4g)を切りとって、測定に供した。

切りとった試料から徐々に水分を失わせ、水分含量の低下と木部圧ポテンシャル(XPP: xylem pressure potential、プレッシャーチャンバー(米国Soilmoisture社製)にて測定)の関係から、P-V曲線(pressure-volume curve、図-1)をえた。XPPの値はそのまま水ポテンシャル(Ψ_w)として用いた。

試料の水分含量を低下させる方法には、試料を室内に放置して、蒸散により低下させる方法と、試料をプレッシャーチャンバー内で加圧して、切り口から水分を押し出す方法があり、同じ試料でも、両者で得られる結果に違いが生じる場合がある(Parker & Pallardy 1988b)。前者では、1台のプレッシャーチャンバーで複数の試料を同時に測定できるメリットがあるが、蒸散速度の低い試料の場合は、測定に長時間を要するため、測定中に試料の水分特性が変化するおそれがある。ここでは、同じ樹種内での測定方法の違いによる影響を避けるため、ミズナラ、ダケカンバ、クヌギ、コナラの広葉樹は蒸散による方法を、その他の針葉樹については、加圧して押し出す方法をとった。その他、測定法の詳細は既報(丸山・森川 1983)によった。また蒸散による方法の場合、XPP測定中の蒸散による値の低下(Turner 1981)を防ぐため、試料は市販のラップで包んで測定した。

P-V曲線から、圧ポテンシャル(Ψ_p)が0になるときの水ポテンシャル(Ψ_w^{tlp} 、tlp: turgor loss point)、相対含水率(RWC^{tlp} 、 RWC : relative water content)、および全細胞内液量(V_p)、十分吸水したときの浸透ポテンシャル(Ψ^{sat} 、sat: saturated)および全生細胞内液量(V_o)を求めた(図-1)。なお、 Ψ_w^{tlp} 、 RWC^{tlp} が実測点から特定できない場合は、前後の2点から計算(Schulte & Hinckley 1985)で求めた。

生細胞内液に溶けている全溶質osmole数(N_s)は、 V_o 、 N_s 、 Ψ^{sat} の関係を表す式、

$$\Psi_{ssat} = -RTNs/V_0 \quad (15)$$

R: ガス定数、T: 絶対温度

から求めた。絶対温度は、測定時の室温25°Cから298° Kで一定とした。

細胞の体積弾性係数 (bulk modulus of elasticity, ϵ) は、Cheungら (1975) の式をもとにして、 V_p を基準にした細胞体積比 (relative cell volume, RCV: 図-1) の変化と Ψ_p の変化から求めた。RCVは、

$$RCV = (V_0 - V_c) / V_p \quad (16)$$

の式で求めた。 ϵ は、RCVと Ψ_p の関係から、

$$\epsilon = d\Psi_p / dRCV \quad (17)$$

の式で求め、その最大値を ϵ_{max} とした。

測定は、ミズナラ、ダケカンバ、ウラジロモミは1982年5月20日から10月12日までの間、クヌギ、コナラは同年5月11日から11月2日までの間、ヒノキ、サワラは1984年4月25日から1985年5月9日までの間、それぞれほぼ2週間おきに行った。クヌギ、コナラでは、枝葉は1成長期に2回以上展開する場合がある。そこで、クヌギ、コナラについては、6月中旬以降は2度目に展開した枝葉 (2次展開枝) についても測定を行った。ミズナラの場合、5月20日の試料は新葉展開直後で葉面積が小さく、単葉での測定が不可能だったため、5枚の葉をつけた小枝について測定した。ウラジロモミの場合、5月20日の時点では新葉がえられず、測定できなかった。また、ダケカンバの場合、10月12日にはほとんどの葉が変色、落葉していたため、測定できなかった。

なお、このP-V曲線法は再現性が高いことから、測定の繰り返しは1~2回とした。2回測定した場合、二つのP-V曲線が一致することを確かめたうえで、1回目の測定結果を代表値として用いた。

3. 結果

① RWC^{up}

膨圧を失い、細胞が初発原形質分離を引き起こすときの相対含水率 (RWC^{up}) は、ミズナラは新葉展開から7月上旬にかけて0.81~0.85で、その後徐々に上昇し、7月上旬以降の成長期後半は0.85~0.87と前半と比べて高かった (図-7)。ダケカンバも同様の傾向を示し、7月上旬までが0.78~0.83、7月中旬以降は0.84~0.87で、成長期後半が高かった。クヌギも同様の傾向を示したが、6月末までは0.82~0.87、7月以降は0.85~0.92で、ミズナラ、ダケカンバと比べてRWC^{up}の値は高い範囲にあった。コナラは0.82~0.92でクヌギとほぼ同じ範囲にあったが、葉齢や季節による明かな傾向はみられなかった。ウラジロモミは、9月下旬と10月中旬が0.8前後で低かったほかは、0.85~0.87でほとんど変化しなかった。

サワラは成長期の4月~9月中旬は0.74~0.80で、9月下旬以降やや上昇し、翌年3月にかけて0.81~0.86と高かった (図-8)。ヒノキは、7、8月は0.70~0.75でサワラとあまり違わなかったが、その他は0.59~0.69と低い値を示した。RWC^{up}を樹種間で比べると、ヒノキが特異的に低かったほかは、ほぼ同じ範囲にあった。

② Ψ^{wtip} 、 Ψ_{ssat}

初発原形質分離をひき起こす水ポテンシャル (Ψ^{wtip})、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_{ssat}) は、いずれの樹種も、展開後間もない新葉が高い値を示した (図-9、10、11)。新葉の Ψ^{wtip} 、 Ψ_{ssat} は、落葉広葉樹がそれぞれ-0.98~-1.18MPa、-0.82~-0.86MPaで、常緑針葉樹の-1.53~-1.85MPa、-1.10~-1.12MPaと比べて高かった。

ミズナラ、ダケカンバでは、これらの値は6~7月にかけて急速に低下した (図-9)。ウラジロモミでも同様に低下がみられたが、ミズナラ、ダケカンバと比べて緩やかであった。7月中旬から9月上旬にかけて、ウラジロモミの Ψ^{wtip} 、 Ψ_{ssat} はそれぞれ-2.1MPa前後、-1.65MPa前後で、ほぼ一定の値をとった。一方ミズナ

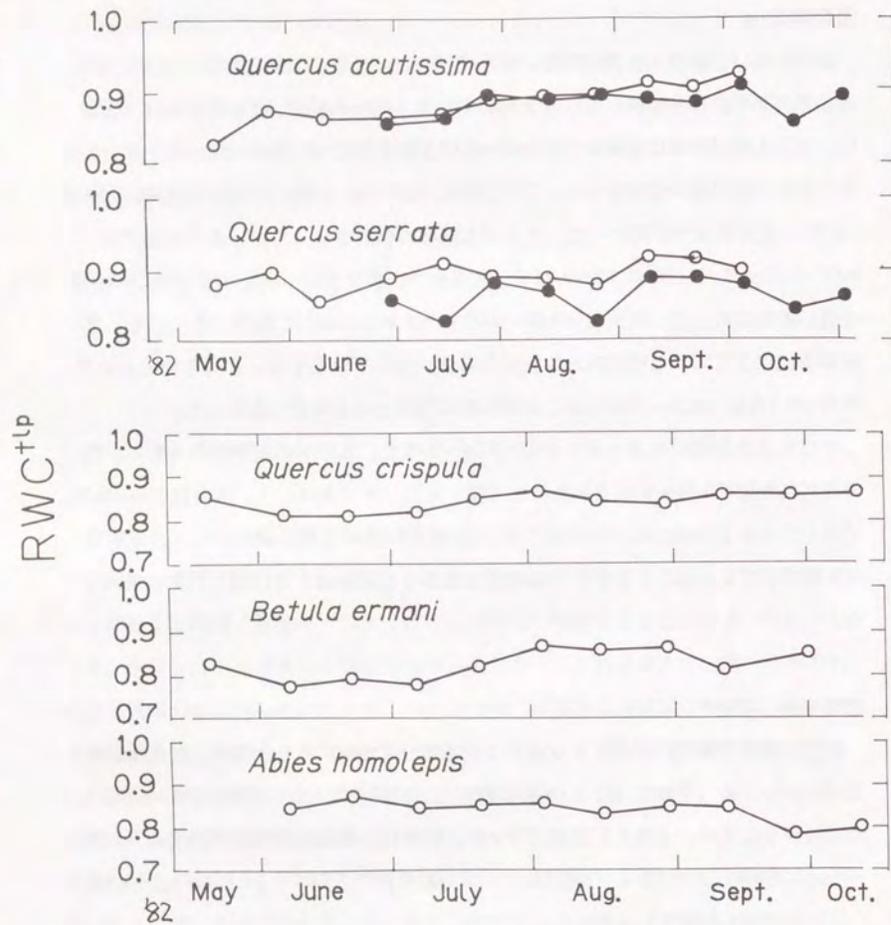


図-7 膨圧を失うときの相対含水率 (RWC^{t_p}) の季節変化
Seasonal changes in relative water content at turgor loss (RWC^{t_p})

○ : 1次展開枝, ● : 2次展開枝
○ : first flush, ● : second flush,

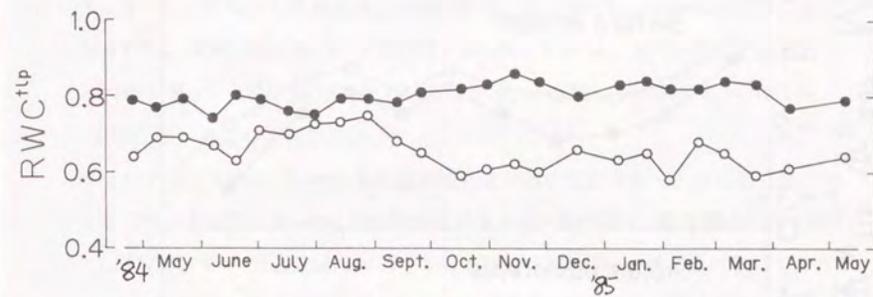
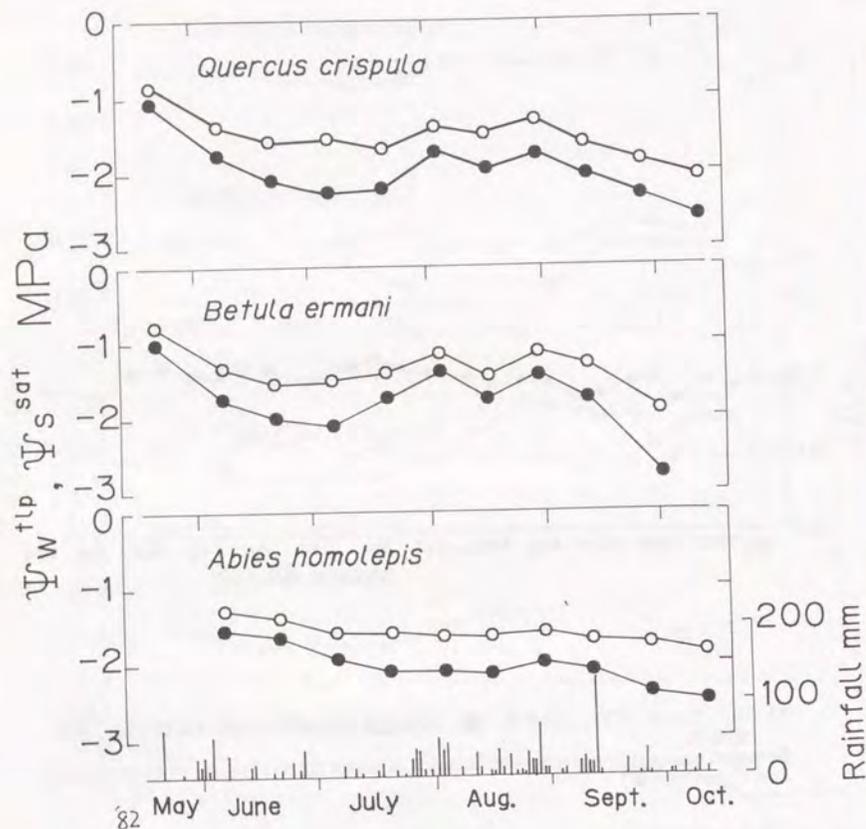


図-8 ヒノキ (○)、サワラ (●) の膨圧を失う相対含水率 (RWC^{t_p}) の季節変化
Seasonal changes in relative water content at turgor loss (RWC^{t_p}) of *C. obtusa* (○) and *C. pisifera* (●)



82 図-9 膨圧を失うときの水ポテンシャル (Ψ_{w}^{turgid} , ●)、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_{s}^{sat} , ○) の季節変化と、日降水量
Seasonal changes in water potential at turgor loss (Ψ_{w}^{turgid} , ●), osmotic potential at full turgidity (Ψ_{s}^{sat} , ○) in each species, and daily rainfall

ラ、ダケカンバでは8月上旬まで上昇した後一時的に低下し、9月上旬に再び上昇した。両樹種のこの時期の Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} は、それぞれミズナラが $-1.73 \sim -2.27$ MPaと $-1.32 \sim -1.69$ MPa、ダケカンバが $-1.38 \sim -2.09$ MPaと $-1.15 \sim -1.52$ MPaであった。9月中旬以降、3樹種ともこれらの値は低下した。とくにダケカンバでは落葉前の10月1日の低下が著しかった。

クヌギ、コナラでは、1次展開枝、2次展開枝とも、 Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} は葉の成熟にともなって急速に低下した(図-10)。クヌギのばあい、成熟葉のこれらの値は、6月上旬から7月中旬にかけて上昇した後8月上旬に低下し、9月に再び上昇した。7、8月の Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} は、それぞれ $-1.99 \sim -2.43$ MPa、 $-1.53 \sim -2.09$ MPaであった。また、1次展開枝、2次展開枝とも、 Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} は落葉前に低下がみられた。コナラのばあい、7月以降の Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} は、8月中旬にそれぞれ -2.5 MPa前後、 -2.0 MPa前後と低かったほかは、 $-1.85 \sim -2.13$ MPa、 $-1.41 \sim -1.68$ MPaで、あまり変化しなかった。

サワラでは、 Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} とも気温の変化と同様の变化を示し、冬に低く夏に高かった(図-11)。 Ψ_{w}^{turgid} の最低値は2月4日の -3.41 MPa、最高値は7月16日の -1.80 MPa、 Ψ_{s}^{sat} の最低値は同じく2月4日で -2.61 MPa、最高値は9月12日の -1.37 MPaであった。ヒノキでも、 Ψ_{w}^{turgid} 、 Ψ_{s}^{sat} はサワラと同じく気温の変化と同様の变化を示したが、気温の低下にともなう Ψ_{s}^{sat} の低下はサワラと比べて小さかった。 Ψ_{w}^{turgid} の最低値は1月22日の -3.32 MPa、最高値は7月16日の -1.64 MPa、 Ψ_{s}^{sat} の最低値は12月17日の -1.86 MPa、最高値は Ψ_{w}^{turgid} と同じく7月16日で、 -1.10 MPaであった。ヒノキとサワラで比べた場合、 Ψ_{w}^{turgid} は9月から12月にかけてヒノキがやや低かったほかは、ほとんど違いはなかった。一方 Ψ_{s}^{sat} は7月末から10月末にかけてほぼ同じであったほかはサワラが低く、冬季から春季にかけてその差は大きかった。

③ $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$

十分吸水したときの単位葉乾重あたりの生細胞内液量 ($V_o DW^{-1}$) は、いずれの樹種も展開後間もない新葉で高く、成熟にともなって急速に低下した(図-1

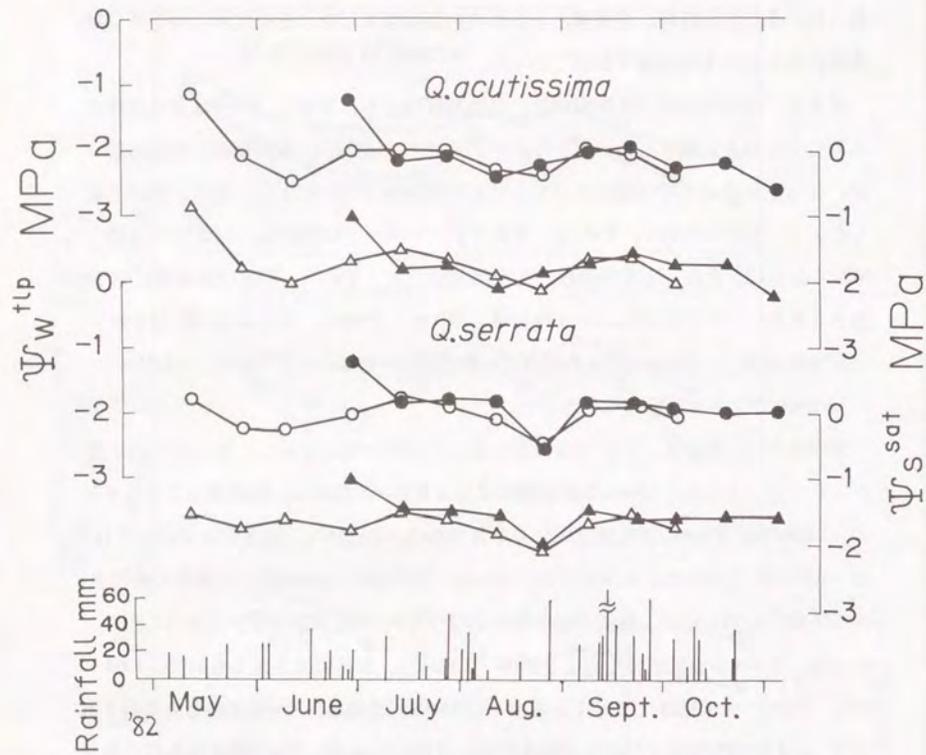


図-10 膨圧を失うときの水ポテンシャル ($\Psi_{w^{tlp}}$, ○●)、十分吸水したときの浸透ポテンシャル ($\Psi_{s^{sat}}$, △▲) の季節変化と、日降水量
 Seasonal changes in water potential at turgor loss ($\Psi_{w^{tlp}}$, ○●), osmotic potential at full turgidity ($\Psi_{s^{sat}}$, △▲) in each species, and daily rainfall

○、△：1次展開枝、●、▲：2次展開枝
 ○、△：first flush, ●、▲：second flush,

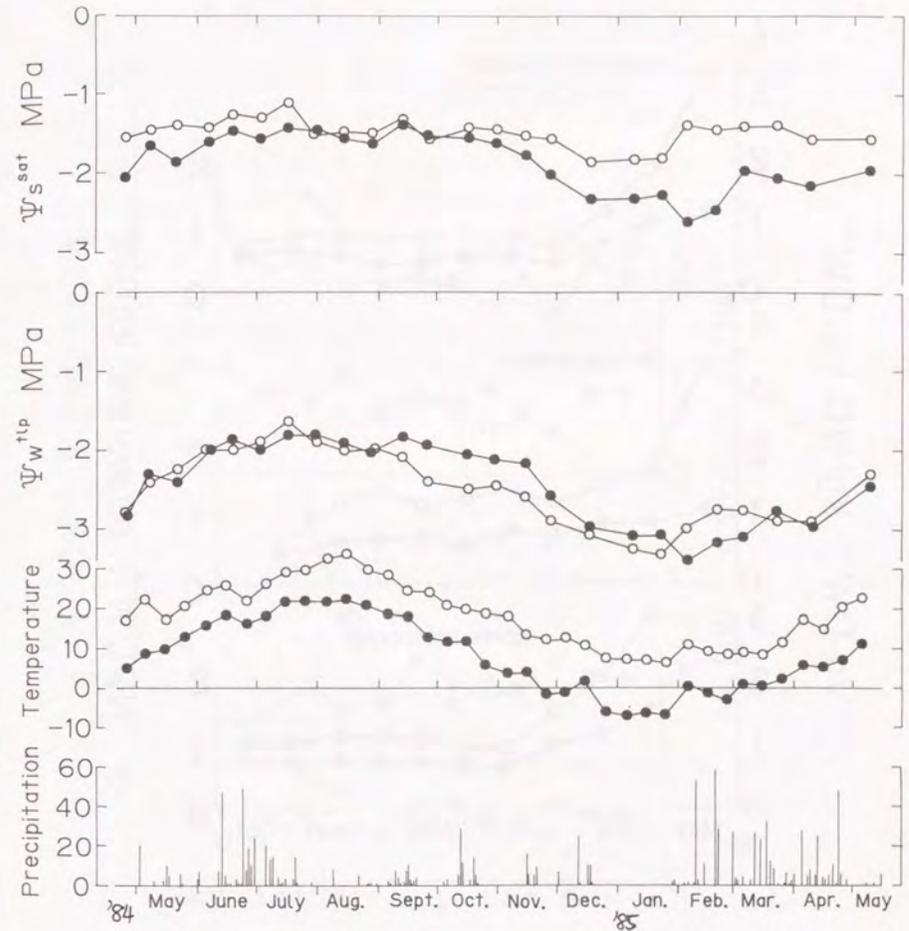


図-11 ヒノキ(○)、サワラ(●)の膨圧を失うときの水ポテンシャル ($\Psi_{w^{tlp}}$) と十分吸水したときの浸透ポテンシャル ($\Psi_{s^{sat}}$) の季節変化と、10日ごとの最高(○)最低(●)気温の平均値
 Seasonal changes in water potential at turgor loss ($\Psi_{w^{tlp}}$), osmotic potential at full turgidity ($\Psi_{s^{sat}}$) of *C. obtusa*(○) and *C. pisifera*(●), and average value of maximum (○) and minimum(●) temperature of each ten days

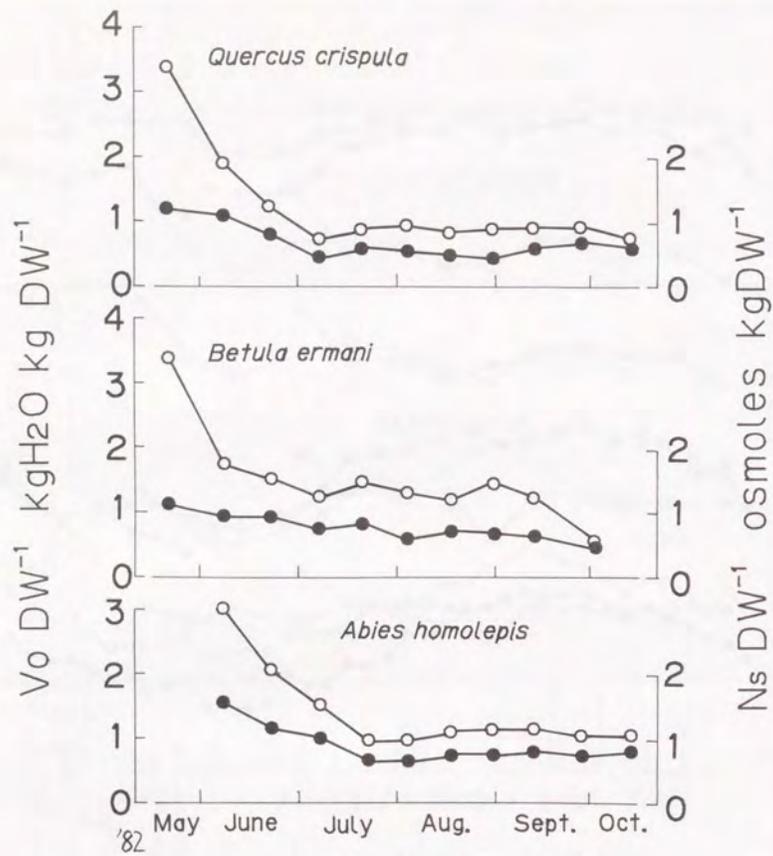


図-12 飽水時の単位葉乾重当たりの全生細胞内液量 (V_o DW $^{-1}$, ○) とそれに溶け込んでいる溶質osmole数 (N_s DW $^{-1}$, ●) の季節変化
 Seasonal changes in volume of symplasmic water at full turgidity per unit dry weight (V_o DW $^{-1}$, ○) and number of osmoles per unit dry weight (N_s DW $^{-1}$, ●) in each species

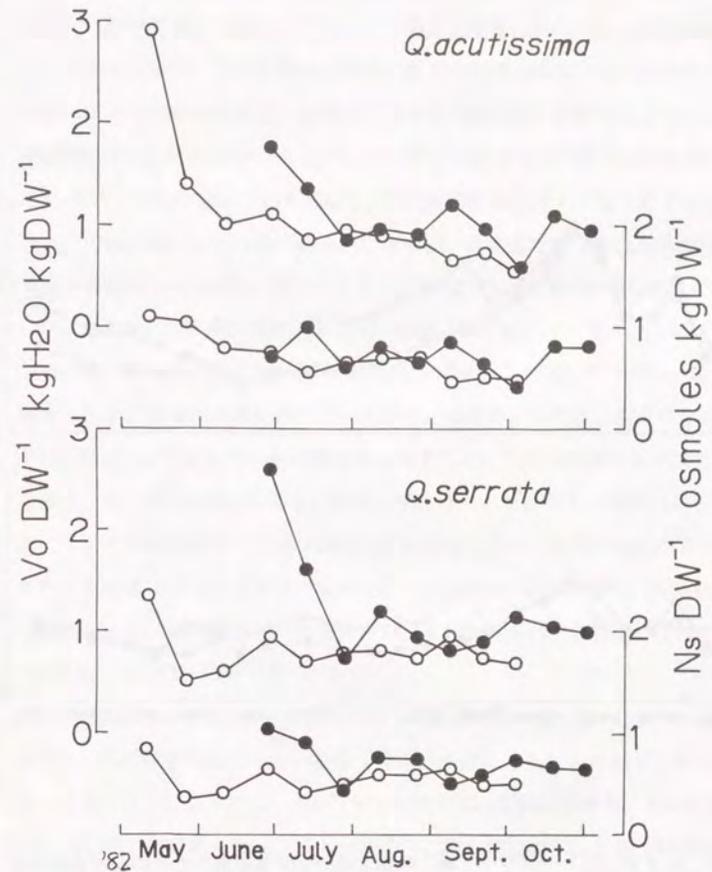


図-13 飽水時の単位葉乾重当たりの全生細胞内液量 (V_o DW $^{-1}$, 上、左縦軸) とそれに溶け込んでいる溶質osmole数 (N_s DW $^{-1}$, 下、右縦軸) の季節変化
 Seasonal changes in volume of symplasmic water at full turgidity per unit dry weight (V_o DW $^{-1}$) and number of osmoles per unit dry weight (N_s DW $^{-1}$) in each species

○ : 1次展開枝, ● : 2次展開枝
 ○ : first flush, ● : second flush,

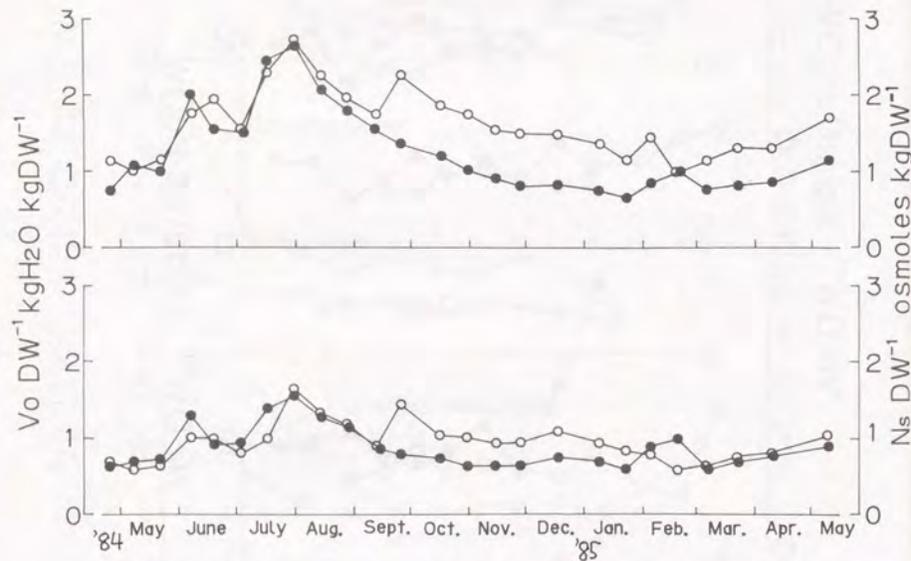


図-14 ヒノキ(○)、サワラ(●)の飽水時の単位葉乾重当たりの全生細胞内液量(Vo DW⁻¹、上)とそれに溶け込んでいる溶質osmole数(Ns DW⁻¹、下)の季節変化
Seasonal changes in volume of symplasmic water at full turgidity per unit dry weight (Vo DW⁻¹, upper) and number of osmoles per unit dry weight (Ns DW⁻¹, lower) of *C. obtusa*(○) and *C. pisifera*(●)

2、13、14)。ミズナラの場合、測定開始から7月上旬にかけて急速に低下した後、0.73~0.94であり変化しなかった(図-12)。ダケカンバも同様に7月上旬にかけて低下したが、7月上旬から9月中旬のVo DW⁻¹は1.20~1.45とミズナラと比べて高く、また落葉前に急速に低下する傾向がみられた。ウラジロモミの場合は7月中旬まで低下し、以降はミズナラ同様ほとんど変化しなかった。7月中旬以降のVo DW⁻¹は0.97~1.17で、ミズナラとダケカンバの中間の範囲にあった。

クヌギ、コナラでは、1次展開枝、2次展開枝とも低下はおおよそ1ヶ月で止まり、その後は値にばらつきがみられたものの、落葉までクヌギは低下傾向が、コナラは上昇傾向がみられた(図-13)。成熟葉のVo DW⁻¹の値はクヌギが0.57~1.20、コナラが0.51~1.14で、ほぼ同じ範囲にあった。

ヒノキ、サワラでは、Vo DW⁻¹は4月下旬から7月末にかけて、一時的な低下はあったが、急速に上昇した(図-14)。ヒノキ、サワラとも7月末の値がそれぞれ2.71、2.64で最大で、その後急速に低下した。サワラの場合低下は11月末まで続き、その後は0.66~1.16で、小さな変化はあったが明かな傾向はみられなかった。ヒノキの場合もサワラとほぼ同じ変化を示したが、9月下旬に小さなピークがあり、また低下は1月下旬まで続いた。1月以降は1.01~1.69で、大きな変化はみられなかった。両樹種を比べた場合、6月上旬から9月中旬にかけては差はなかったほかは、ヒノキのVo DW⁻¹が高かった。

Voに溶け込んでいる単位葉乾重あたりの溶質osmole数(Ns DW⁻¹)は、Vo DW⁻¹と同様に展開後間もない新葉で高く、成熟にともなって低下した(図-12、13、14)。しかし、Ns DW⁻¹の低下はいずれの樹種も、Vo DW⁻¹の低下と比べて緩やかであった。ミズナラの場合、測定開始後7月上旬にかけて低下し、以降は0.47~0.71で大きな変化はみられなかった(図-12)。ダケカンバでは、7月以降のNs DW⁻¹は0.43~0.83でミズナラと比べてやや高く、また7月中旬以降も徐々に低下を続ける傾向があった。ウラジロモミでは、7月中旬にかけて低下した後、0.63~0.81でほとんど変化しなかった。

クヌギの1次展開枝では、Ns DW⁻¹は測定開始から7月中旬にかけて低下した後、8月末まで徐々に上昇し、9月に再度低下した(図-13)。2次展開枝で

は、展開直後の新葉の値は低く、その後小さなピークがあった。成熟葉のNs DW⁻¹は0.41~0.85の範囲にあった。コナラでは、Ns DW⁻¹は展開から成熟にともなって低下した後、落葉前までわずかながら上昇傾向がみられた。成熟葉では0.42~0.76で、クヌギとほぼ同じ範囲にあった。

ヒノキ、サワラでは、Ns DW⁻¹はVo DW⁻¹と同様の季節変化を示したが、秋から冬にかけての低下はVo DW⁻¹と比べて緩やかであった(図-14)。ヒノキ、サワラとも4月下旬から7月末にかけて、一時的な低下はあったが急速に上昇した。ヒノキの場合、7月末の値が1.64で最大で、9月中旬まで急速に低下した後一時的に上昇し、以降2月中旬にかけて緩やかに低下した。2月中旬から5月中旬までは0.59~1.05で、明かな傾向はみられなかった。サワラでは、7月末の値が1.55で最大で、9月上旬にかけて急速に低下した後、10月末までさらに低下を続けた。11月から5月中旬までは0.58~1.00で、一時的な上昇、下降はあったが明かな傾向はみられなかった。

④ ϵ max

細胞壁の体積弾性係数の最大値(ϵ max)は、明かな季節変化を示す樹種とそうでない樹種とに分かれた。ミズナラでは、9月上旬までは10MPa前後であまり変化せず、落葉前に20MPa前後に急速に上昇した(図-15)。ダケカンバでは、6.1~23.8MPaとばらつきが大きく、変化に明かな傾向はみられなかった。ウラジロモミでは、新葉の ϵ maxが20MPa前後で高く、7月に急速に低下し、8月以降は9.6~13.9MPaと低かった。

クヌギ、コナラでは、1次展開枝、2次展開枝ともばらつきが非常に大きく、その変化に一定の傾向はみられなかった(図-16)。また ϵ maxの値は、クヌギが5.5~25.7MPa、コナラが9.0~25.7MPaで、ほぼ同じ範囲にあった。

サワラでは、 ϵ maxは11月中旬と12月中旬(それぞれ15.9MPaと21.1MPa)が高かったことを除けば、9月から5月上旬が8.5~13.1MPaで、5月中旬から8月末の13.1~20.6MPaと比べて低かった(図-17)。ヒノキでは、 ϵ maxの変化に一定の傾向はみられず、その値は3.3~10.1MPaでサワラと比べて低かった。

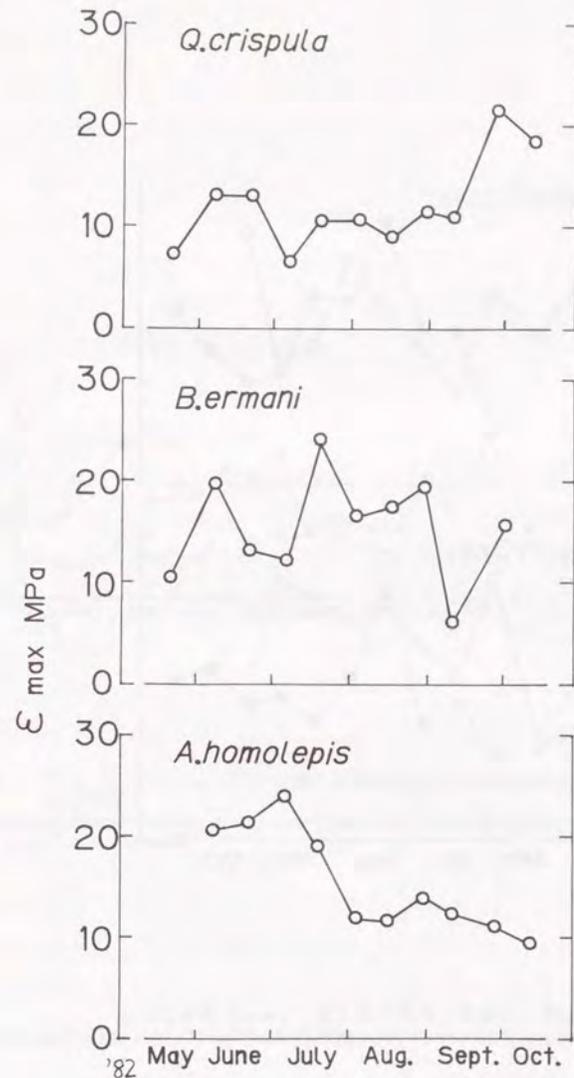


図-15 細胞壁の体積弾性係数の最大値(ϵ max)の季節変化
Seasonal changes in maximum value of bulk modulus of elasticity(ϵ max) in each species

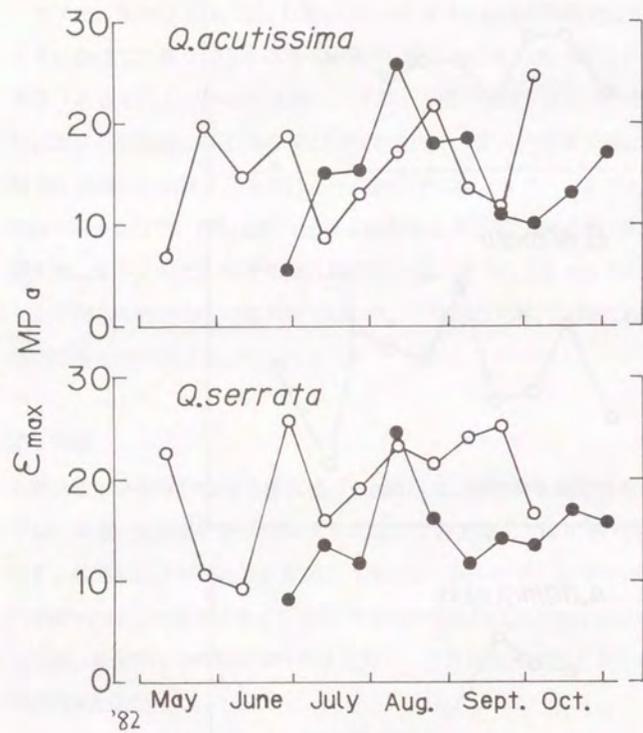


図-16 細胞壁の体積弾性係数の最大値 (ϵ_{max}) の季節変化
 Seasonal changes in maximum value of bulk modulus of elasticity (ϵ_{max}) in each species

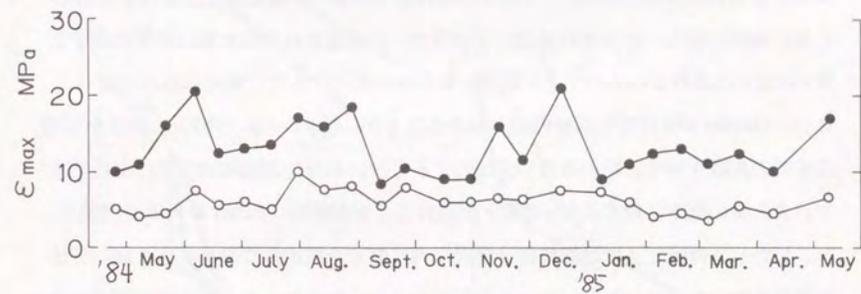


図-17 ヒノキ (○)、サワラ (●) の細胞壁の体積弾性係数の最大値 (ϵ_{max}) の季節変化
 Seasonal changes in maximum value of bulk modulus of elasticity (ϵ_{max}) of *C. obtusa* (○) and *C. pisifera* (●)

4. 考察

膨圧を失って細胞が初発原形質分離を引き起こすときの相対含水率 (RWC_{up}) は、ヒノキ、サワラを除いておよそ0.8~0.9で、樹種間で明らかな差はみられない (図-7、8)。すなわち、十分吸水したときの葉の全水分量の10~20%を失うと、しおれを起こすのが、温帯性広葉樹の特徴かもしれない。

サワラは0.75~0.85と今回測定した樹種の中ではやや低いものの、*Cryptomeria japonica* (Doi et al. 1986) とほぼ同じ範囲にあり、特に低いとはいえない。しかしヒノキでえられた0.59~0.75という値は、これまでの多くの測定例と比較しても著しく低い範囲にある。ヒノキの場合、十分吸水した状態からの含水量の低下に対する Ψ_w の低下が遅れがみられ、その結果 RWC_{up} が低くなったと考えられる (図-18)。*Quercus alba* L. でも同様の傾向がみられるが (Parker et al. 1982)、採集から測定までの再吸水時の試料の取扱い方法によっては、水分で過飽和の状態になることで、含水量の低下に対する Ψ_w の低下が遅れることがある (Parker & Pallardy 1987)。しかし、今回ヒノキは採集後2時間以内に測定を開始しており、また同じ方法で再吸水させたサワラでは、このような現象はみられなかった。この過飽和のようにみえる現象の程度は、季節によっても異なっており、10月から3月の成長休止期が特に著しかった (図-18)。図から気温との関連も考えられるが、今回の測定だけではこの原因は明らかにできなかった。

初発原形質分離を引き起こす水ポテンシャル (Ψ_{wtp})、飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{ssat}) は、いずれの樹種も、新葉で高い傾向がみられる (図-9、10、11)。 Ψ_{wtp} 、 Ψ_{ssat} は、季節や葉齢で変化するが (Tyree et al. 1978, Roberts & Knoerr 1977, Roberts et al. 1980, Zur et al. 1981, Parker et al. 1982, 丸山・森川 1983, Salleo 1983, Ritchie & Shula 1984, Doi et al. 1986, 水永 1986, 1988, Rascio et al. 1988)、通常展開直後の新葉ではこれらの値は高く、水欠差に対する Ψ_p の維持は困難であるという。今回の測定では、特に、ミズナラ、ダケカンバ、クヌギ、コナラの落葉広葉樹では、ウラジロモミ、ヒノキ、サワラの常緑針葉樹と比べこれらの値は著しく高く、展開後間もない時期の落葉広葉樹では、水ストレスを受ける可能性

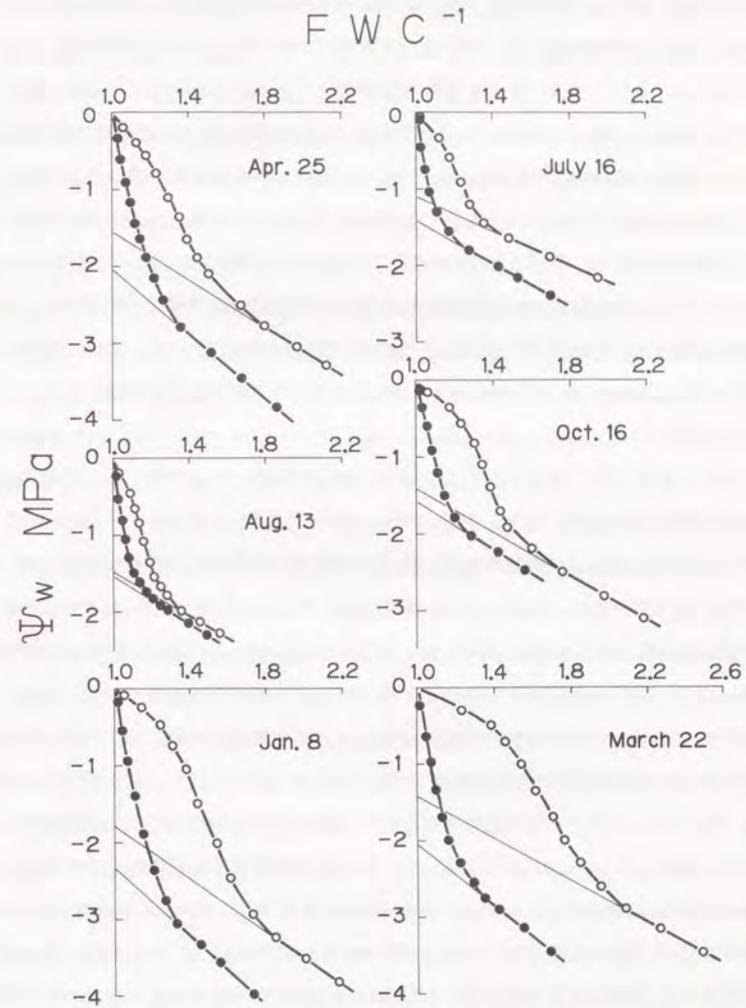


図-18 ヒノキ (○)、サワラ (●) のP-V曲線
Pressure volum curves of *C. obtusa* (○) and *C. pisifera* (●)

が高いと考えられる。

成熟に伴う Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} の低下は、常緑針葉樹が落葉広葉樹と比べて緩やかであった。またこの低下は、ヒノキ、サワラを除く樹種では3~4週間で停止したが、ヒノキ、サワラでは、そのまま冬季まで続いた。*Acer saccharum* (Tyree et al. 1978)、*Quercus alba* L. (Parker et al. 1982)などの広葉樹では2~4週間で低下が止まるが、*Tsuga canadensis* (Tyree et al. 1978)、*Cryptomeria japonica* (Doi et al. 1986)、ヒノキ(水永 1986, 1988)などの針葉樹では、気温の変化とほぼ反対の変化を示し、冬季まで低下し続ける傾向がある。*Populus* spp.で葉位別に調べた例(Tyree et al. 1978)では、先端から葉位10前後までは Ψ^{wlp} は急激に低下するが、それ以上の葉位ではほとんど差がみられない。この葉位10前後は葉齢では3~4週間に相当しており、*Populus* spp.でも Ψ^{wlp} が成熟に伴って急速に低下することが示されている。

一般に広葉樹では、単葉の成長は短期間の細胞の分裂、拡大で終了し、その後成熟過程を経て安定状態に入り、老化・落葉と続く。針葉樹でもモミ、トウヒなどの冬芽を形成する種では、新葉の展開、成長は短期間で終了する。これに対し、スギ、ヒノキなどの冬芽を形成しない針葉樹では、葉の成長は結晶が成長するように長期間継続しており、成熟過程もこれと並行して続いている。 Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} の変化の違いは、こうした成長特性の違いを反映したものと考えられる。

成熟葉の Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} は水分環境の前歴によって変動が見られ、ミズナラ、ダケカンバでは、長期間湿潤な天候が続いた後の8月3日と30日に前後の値と比べて高く(図-9)、コナラでは無降水日が続いた後の8月25日のこれらの値が低かった(図-10)。このような Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} の変動は多くの種で報告されており(Buxton et al. 1984、Funjul & Rosher 1984、Hsiao et al. 1976、Jones & Turner 1978、O'Neil 1983a、Nilsen et al. 1983、Westgate & Boyer 1985他多数)、たとえば、灌水間隔を変えて人工的に水ストレスを与えた*Quercus alba*、*Q. macrocarpa*、*Q. stellata*苗の Ψ^{wlp} の平均値は、十分灌水した苗とくらべてそれぞれ0.51、0.62、0.33MPa低い(Parker & Pallardy 1988a)。同じ地域に生育する*Spartina alterniflora* Loisel.でも、強い塩ストレス下で成長の抑制されている個体群は、弱い塩ストレス下で成長の良い個体

群と比べて Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} が有意に低い(Drake & Gallagher 1984)。また、乾燥条件下で育てたsunflowerとsorghum (Turner et al. 1978)、wheat (Jensen 1981)は、十分灌水して育てたものと比べて浸透ポテンシャルが低く、気孔閉鎖を起こす水ポテンシャルも低い。

このように乾燥や塩などのストレスの前歴によって Ψ^{ssat} が低下し、それともなると Ψ^{wlp} が低下することで、 Ψ^p の維持に有利な水分特性を獲得する現象は、浸透調節(osmotic adjustment)と呼ばれている。この変化は可逆的で、乾燥条件下によって Ψ^{ssat} が低下した個体に再給水して湿潤条件を与えると、 Ψ^{ssat} は上昇する(Wilson et al. 1980、Ford & Wilson 1981、Kikuta & Richter 1986)。浸透ポテンシャルの変化は、主として可溶性の糖類、アミノ酸、無機イオンなどの溶質の集積・転流、組成の変化によるものであるが(Jones et al. 1980、Ackerson & Hebert 1981a,b、Ford & Wilson 1981、Timpa et al. 1986、Premachandra 1989)、種によって寄与する溶質は異っているようである。

ミズナラ、ダケカンバ、コナラの成熟葉で Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} に変動が見られた一方で、同じ立地に生育するウラジロモミでは、 Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} はほとんど変化せず、またクヌギでは、コナラのような明かな傾向はみられなかった。このような水ストレスに対する浸透調節の違いは、種(Hinckley et al. 1983、Jane & Green 1983、Sobrado & Turner 1983、Parsons & Howe 1984、Myers & Neales 1986、Turner 1986、Livingston & Black 1987、Funjul & Barradas 1987、Jensen & Henson 1990)や品種(Thomas 1987、Rascio et al. 1988)によって認められており、乾燥抵抗性の種間・品種間の差異を左右する要因の一つと考えられている。

落葉樹では、落葉前の Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} は、*Quercus alba* L.、*Q. rubra* L.、*Carya tomentosa* Nutt. (Parker et al. 1982)、*Liriodendron tulipifera* (Roberts et al. 1980)、*Acer saccharum*、*Populus* spp. (Tyree et al. 1978)などではほとんど変化せず、*Cornus florida* (Roberts et al. 1980)、*Crataegus monogyna* (Hinckley et al. 1980)などでは、 Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} は落葉前に著しく上昇する。落葉前のこうした Ψ^{ssat} の上昇は、葉から幹・枝への溶質の転流によるものと考えられる。*Acer rubrum* (Roberts et al. 1980)では落葉前の一時的な低下がみられるが、ここで得られたミズナラ、ダケカンバのよ

うなこれらの値の急速な低下は、ほかには例をみない。ここでみられた Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} の低下が、これらの樹種の特性的な、立地・環境条件の影響によるものなのかは、さらに調べる必要がある。

常緑樹では、*Ilex opaca* Ait. (Roberts et al. 1980)、*Fragaria virginiana* (O'Neil 1983b)、*Arctostaphylos glandulosa* Eastw., *Ceanoths greggii* Gray. (Bowman & Roberts 1985)などの樹種で、秋以降の Ψ^{ssat} の低下がみられる。ヒノキ、サワラの場合、低下は冬季まで続き、その後気温の上昇とともに上昇する傾向がみられた(図-11)。このように気温変化と対応した Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} の変化は、*Tsuga canadensis* (Tyree et al. 1978)、*Pseudotsuga menziesii* (Ritchie & Shula 1984)、*Abies amabilis* (Teskey et al. 1984)、*Cryptomeria japonica* (Doi et al. 1986)などでも認められる。ヒノキの場合、 Ψ^{wlp} の変化と比べて Ψ^{ssat} の変化はわずかであったが、これは水永(1986)の報告と一致する。秋から冬にかけての気温の低下にともなう Ψ^{ssat} の低下は、低温に耐える性質を高めるための浸透調節と考えられる(丸山他 1988)。ウラジロモミの場合は10月以降の測定は行わなかったため、これらの低下が気温の低下によるものかどうかは明かでない。しかしヒノキ、サワラの場合、 Ψ^{wlp} 、 Ψ^{ssat} の変化は気温の変化とよく対応しており、冬季の低温に対する適応と考えられる。

通常、 Ψ^{wlp} の変化は Ψ^{ssat} の変化とよく対応するが、ヒノキとサワラではその傾向に違いがみられた(図-11)。すなわち、ヒノキの Ψ^{ssat} は夏季を除いてサワラより高かったが、 Ψ^{wlp} は逆に、秋から冬にかけてサワラより低かった。ヒノキの場合、サワラと比べて含水率の低下に対する水ポテンシャル(Ψ_w)の低下が8月を除いて緩やかで、 Ψ_w を高く維持できるので、水ストレスを受けにくい(図-18)。また低い含水率まで圧ポテンシャル(Ψ_p)が維持できる。その結果、低い Ψ_w まで Ψ_p を失わないので、同じ Ψ^{ssat} に対する Ψ^{wlp} はサワラと比べて低くなる。これは細胞壁の体積弾性係数(ϵ)の差によるものであるが(後述)、両樹種の乾燥抵抗性の違いを左右する要因の一つと考えられる。

Ψ^{ssat} は、飽水時の生細胞内液量(V_o)とそれに溶け込んでいる溶質osmole数(N_s)で決まる(15式)。展開後間もない新葉では細胞壁が未発達で、葉の全重量に占める乾重部分の割合が小さいので、単位葉乾重当たりで比べた場合、新葉のこ

れらの値($V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$)は高い(Tyree et al. 1978、Parker et al. 1982)。葉の成熟過程では2次細胞壁が発達し、乾重部分の全重量に占める割合が大きくなるので、相対的に水分の全重量に占める割合は低下し、 $V_o DW^{-1}$ も低下する。溶質osmole数は、葉の単位体積当たりでみた場合は、成熟にともなうこのような低下はみられない(IV章)。しかし、単位葉乾重当たりでみた場合は、成熟にともなう乾重部分の増大が大きいため、 $N_s DW^{-1}$ の値は相対的に低下する。

今回測定したいずれの樹種も、 $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$ は新葉で高かった(図-12、13、14)。その後これらの値は、飽水時の浸透ポテンシャル(Ψ^{ssat})と同様に、ヒノキ、サワラ以外の種では成熟にともなって急速に低下したが、ヒノキ、サワラでは $N_s DW^{-1}$ は11月まで、 $V_o DW^{-1}$ は1月まで徐々に低下し続けた。広葉樹や冬芽を形成する針葉樹では単葉の成長、成熟は短期間で終了するが、ヒノキ、サワラなどの冬芽を形成しない針葉樹では、葉は結晶が成長するように成長を続け、成熟過程も並行して続く。 $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$ の低下の樹種による違いは、この成長特性の違いを反映しているものと考えられる。

水分環境の前歴に対する浸透調節は、通常は溶質量の変動による浸透ポテンシャルの変化を指している。たとえば、cotton (Timpa et al. 1986)では、乾燥に対して葉乾重当たりの溶質量の増加が認められる。しかし葉乾重を基準にして比較した場合、乾燥に対する浸透ポテンシャルの低下は溶質量だけでなく溶媒量の変動を伴うことが多い(Wilson et al. 1980、Sobrado & Turner 1983、Myers & Neales 1986、Thomas 1987)。これらは、乾燥に対する葉細胞の体積の縮小が原因と考えられる(Cutler et al. 1977)。ミズナラ、ダケカンバの場合も、湿潤な天候の続いた後の8月3日と30日の Ψ^{ssat} はその前後と比べて高かった(図-9)。これは $N_s DW^{-1}$ の低下だけでなく、 $V_o DW^{-1}$ の上昇も原因となっていた。コナラでは、無降水日の続いた後の8月25日の Ψ^{ssat} は低かったが(図-10)、これは脱水による $V_o DW^{-1}$ の低下が原因であった。 $N_s DW^{-1}$ 、 $V_o DW^{-1}$ などの比較はあくまでも葉の乾重を基準に行っており、細胞壁の性質や細胞の体積に変動があった場合には、 N_s 、 V_o の変動の把握は困難になる。次章で述べるように、葉の体積などの乾重以外の基準も含めて比較する必要があると考えられる。

ダケカンバでは $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$ は 9 月に入って急速に低下したが、特に $V_o DW^{-1}$ の低下は著しく、8 月下旬のおよそ $1/3$ にまで減少した (図-12)。このことは、落葉前のダケカンバの Ψ^{ssat} の急速な低下 (図-9) の原因が、この脱水による水分量の低下にあることを示している。ミズナラでも 9 月以降 Ψ^{ssat} は徐々に低下したが、これは 9 月は溶質の蓄積、落葉直前は脱水による水分量の低下が原因であった (図-12)。また、クヌギでも落葉直前に Ψ^{ssat} は低下するが (図-10)、これは水分量の低下によるものであった (図-13)。このような落葉直前の細胞内液量の減少は *Quercus alba* L.、*Q. rubra* L. (Parker et al. 1982) でも認められている。この時期の脱水による浸透ポテンシャルの低下は、耐乾性を高めるための適応というよりも、葉の老化、落葉の過程で起こる現象の一つといえそう

だ。ヒノキの Ψ^{ssat} は 11 月以降徐々に低下し、12 月下旬から 1 月が低かったが (図-11)、この間の $N_s DW^{-1}$ は 12 月下旬がやや高かったほかは上昇はみられなかった。したがって、 Ψ^{ssat} の低下は $V_o DW^{-1}$ の低下によるものと考えられる (図-14)。サワラの場合も同様に、11 月から 1 月にかけての Ψ^{ssat} の低下は $V_o DW^{-1}$ の低下が原因であったが、2 月の Ψ^{ssat} の低下は $N_s DW^{-1}$ の上昇によるものであった。低温に対する浸透ポテンシャルの低下は耐凍性を高める適応と考えられ (丸山他 1988)、溶質の蓄積が主要因とされている (O'Neil 1983b)。しかしヒノキ、サワラの場合、乾重を基準にして比較する限りでは、 Ψ^{ssat} の低下が冬季の積極的な溶質の蓄積によるものとはいえない。

展開後間もない新葉では、2 次細胞壁が未発達で細胞壁が薄く柔軟性に富んでおり、体積弾性係数の最大値 (ϵ_{max}) が低い (Tyree et al. 1978、丸山・森川 1984、Ritchie & Shula 1984)。しかし、新葉と成熟葉で ϵ_{max} に差がない場合もみられる (Parker et al. 1982)。新葉での細胞の吸水-体積増による拡大成長は、細胞の不可逆的膨張、すなわち細胞壁の可塑性によるものであって、 ϵ_{max} の値が低い、すなわち細胞壁が弾性に富むことは、必ずしも細胞の成長に有利であることにはならない (Tyree et al. 1978)。コナラの 1 次展開枝を除いて、落葉広葉樹の展開直後の ϵ_{max} が低かった (図-15、16) のも、細胞壁が薄く柔軟であったためと考えられ

る。ウラジロモミの場合も新葉の細胞壁は薄いと考えられるが、 ϵ_{max} は逆に成熟葉と比べて著しく高かった (図-15)。細胞壁が薄いにもかかわらず、弾性に乏しいことは、ウラジロモミでは吸水による細胞の体積増が可塑的膨張によるものが大きく、拡大成長に寄与していると考えられる。一方ヒノキ、サワラでは、成熟葉と未成熟葉で ϵ_{max} に明かな違いはみられなかった (図-17)。

Pseudotsuga menziesii (Joly & Zaerr 1987)、*Lupinus angustifolius* と *L. cosentinii* (Jensen & Henson 1990) では、乾燥条件下では湿潤条件下と比べて ϵ_{max} の値は低い。が、*Panicum maximum* (Wilson et al. 1980)、*Cenchrus ciliaris* (Wilson & Ludlow 1983)、*Lolium perenne* L. (Thomas 1987) では逆に、 ϵ_{max} の値は乾燥条件下で高い。また、*Triticum durum* (Rascio et al. 1988) では水分条件を変えても ϵ_{max} に違いはみられない。乾燥条件下では一般に細胞壁が肥厚する傾向があり、そのために弾性を失って ϵ_{max} は上昇すると考えられている (Wilson et al. 1980)。しかし *L. angustifolius*、*L. cosentinii* では、乾燥条件下でも細胞壁の肥厚はみられない (Jensen & Henson 1990)。ミズナラ、ダケカンバ、コナラでは、水分環境の前歴によって $V_o DW^{-1}$ が変化していた。このことは、乾重 (DW) 部分、すなわち細胞壁の厚さや細胞の大きさにも、変化が生じていたことを示唆しているが、この間 ϵ_{max} には明かな変化はみられなかった。

ϵ_{max} が高い場合、含水量の低下に対して圧ポテンシャル (Ψ_p) は急速に低下するので、水ポテンシャル (Ψ_w) も急速に低下する。その結果吸水能も急速に高まり、細胞の脱水を回避できるので、乾燥に対して有利と考えられている (Wilson & Ludlow 1983)。しかし、この有利さは Ψ_w^{ulp} が十分低いことが前提となっており、 Ψ_w^{ulp} が高い場合、急速な Ψ_w の低下はただちにしおれに結びつく。

ϵ_{max} が低い場合、含水量の低下に対する Ψ_p の低下は小さく、より低い含水率まで Ψ_p を維持できるので、耐乾性は高いという報告もある (Davies & Lakso 1979、Jensen & Henson 1990)。しかし、含水量の低下に対する Ψ_w の低下も遅れるので、吸水能は低く、葉からより多くの水分を失う結果になる。

クロマツ (丸山・森川 1983) では ϵ_{max} は高く、急速な Ψ_w の低下による高い吸水能が耐乾性に寄与しているが、これはクロマツの Ψ_w^{ulp} が十分に低いためであり

(図-5)、 Ψ_{wlp} が高い場合は、フサザクラのように含水量の低下に対して急速に Ψ_p を失う結果になる。今回のヒノキとサワラを比べた場合、季節を通してヒノキの ε_{max} が低かった。このことはヒノキはサワラと比べ、①より低い含水率まで Ψ_p を維持できること、②同じ Ψ_{ssat} でもより低い Ψ_w まで Ψ_p を維持できること、を示している。 Ψ_{wlp} を低く維持するためには、溶質の蓄積により Ψ_{ssat} を下げる必要がある。しかし、 ε_{max} の低いヒノキの場合、サワラと比べて成長期の Ψ_{ssat} は高いが、 Ψ_{wlp} には差がなかった。細胞壁のこうした物理的性質の違いは、両種の耐乾性の違いに寄与していると考えられる。

本章では以上のように、水分特性の季節変化から、葉齢や成熟過程などの樹体自身の要因が水分特性に与える影響を明らかにし、圧ポテンシャルの維持から乾燥抵抗性の種特性を検討した。さらに、環境要因によって水分特性が変動すること、変動の傾向が一定でなく、種によって異なることを示した。次章では、この樹体を取りまく環境要因と水分特性の關係に重点を置いて研究を進め、水分環境に対する適応性を検討する。

IV. 環境条件と水分特性

— 乾燥 —

枝葉の水ポテンシャルは主に浸透ポテンシャル(Ψ_s)と圧ポテンシャル(Ψ_p)で決まり、マトリックポテンシャル(Ψ_m)、重力ポテンシャル(Ψ_g)は通常無視できる。しかし、数十mにもなる高い木の場合は、樹冠の上部と下部で Ψ_g の差が大きく、上部の葉ほど水ストレスを受けやすい(Scholander et al. 1965)。重力ポテンシャルの高さによる勾配は 0.01MPa m^{-1} で、さらに通導抵抗を加えて、ポテンシャルの勾配は $0.015\sim 0.02\text{MPa m}^{-1}$ くらいと見積もられる(Zimmermann and Brown 1971)。この見積りによれば、たとえば50mの高さの木の梢端部の水ポテンシャルは、重力ポテンシャルの要因だけで -0.8MPa 以下になり、結果として常時乾燥状態におかれていることになる。

乾燥は樹高成長を制限する重要な要因の一つであり、たとえば、低地の湿った深い沖積土で樹高100m以上にも育つRedwoodは、雲霧帯上部では30mで成長が止まる(Kozlowski et al. 1991)。Hellkvistら(1974)は、*Picea sitchensis*の水ポテンシャルを高さ別に調べ、高い部位の葉ほど Ψ_s が低く、 Ψ_w の低下に対して Ψ_p を維持しやすいことを明らかにした。クモトオン(スギの在来品種)では、直射光を受ける上位葉は日陰になる下位葉と比べ、しおれを起こす水ポテンシャルや飽水時の浸透ポテンシャルが低く、 Ψ_p の維持に有利な特性を持つことが知られている(矢幡 1978)。また、樹高成長がほぼ止まったスギ梢端部の葉は、幼齢木と比べてしおれを起こす相対含水率と水ポテンシャルが低く、 Ψ_p の維持に有利な特性を持っている(丸山他 1989)。しかし、苗木でも裸地で日中強く水ストレスを受ける場合、樹高の高い成木梢端部の葉と比べて乾燥抵抗性は高い(Myers et al. 1987)。ユーカリの葉が高い部位ほど小さく厚い乾性形態を持つことも、この環境の違いに対応したものと考えられている(Kramer & Kozlowski 1979)。

これらのことは、水ストレスを受けやすい部位の葉の水分特性や形態が、その環

境に適応していることを示している。しかし、同じ個体で調べた2例 (Hellkvist et al. 1974、矢幡 1978) では測定部位は10m以下であり、丸山他 (1989) では測定部位は40mを越えているが、比較したのは苗畑の幼齢木で、立地条件の違いも含まれている。また、樹冠内の異なる部位の葉の形態的特徴は、陰・陽葉では比較されているが (Hinckley et al. 1978)、乾性・湿性形態を比較したものはみられない。

ここでは、同じスギ個体の梢端部と樹冠下部の葉について、P-V曲線法を用いて水分特性の季節変化を調べ、高さの違いによる乾燥が水分特性に与える影響を検討した。同時に、葉の見かけの比重、空隙率、体積当たりの含水率などの形態的特徴の季節変化を調べ、乾燥が成長・形態形成に与える影響を検討し、水分特性と合わせてスギの環境適応性を評価した。

1. 材料と方法

東京大学付属千葉演習林内郷台苗畑横に生育する地スギ (樹高約25m、以降郷台地スギとする) と、同45林班南沢の道路横傾斜地に生育するサンプスギ (樹高約18m、以降南沢サンプとする) を用いた。樹冠最下部 (郷台地スギは地上約6m、南沢サンプは地上約4m) と最上部の梢端部から陽当たりの良い枝 (長さ50~80cm) を採集し、水切りして森林総合研究所に持ち帰り、切り口を水中においた状態で保存した。

十分吸水した枝の先端付近から長さ15cm前後の葉 (生重で2~4g) を切りとり、II章と同様にプレッシャーチャンバーを用いた方法でP-V曲線を得、水分特性を示すパラメータと、その相互関係を求めた。試料の水分含量を低下させる方法としては、試料をプレッシャーチャンバー内で加圧して、切り口から水を押し出す方法をとった。繰り返しは2~3回とし、結果に差のないことを確かめた上で1点を代表値として用いた。

十分吸水した試料の同じく先端付近から、長さ5cm前後 (生重で0.5~1g) を切りとって、形態的特徴の測定に用いた。

切断後直ちに試料の生重 (Wair) と水中での重量 (Wwater、負の値になる) を測

定し、浮力から次式で試料の体積 (V) を求めた。

$$V = W_{air} - W_{water} \quad (18)$$

飽水時の見かけの比重 (FW V⁻¹) は、WairとVから次式で求めた。

$$FW \ V^{-1} = W_{air} / V \quad (19)$$

また、Vの値をそのまま用いて、試料の絶乾重 (Wdry) から次式で絶乾時の見かけの比重 (DW V⁻¹) を求めた。

$$DW \ V^{-1} = W_{dry} / V \quad (20)$$

試料の水分量 (V water) は、WdryとWairから次式で求め、体積当たりの含水率 (VWC: Volumetric Water Content, V water V⁻¹) を求めた。

$$V \ water = W_{air} - W_{dry} \quad (21)$$

試料の全体積 (V) は、細胞壁などの乾重部分の体積 (V dry matter)、水分 (V water)、空隙 (V air) の和で表される。

$$V = V \ dry \ matter + V \ water + V \ air \quad (22)$$

ここで、細胞壁などの乾重部分 (dry matter) の真比重をその主成分のセルロースの比重 (約1.6、中野ら 1983) とおいて、V dry matterを次式で求め、それを (22) 式に代入して空隙量 (V air)、空隙率 (AS: Air Space, V air V⁻¹) を求めた。

$$V \ dry \ matter = W_{dry} / 1.6 \quad (23)$$

$$V_{\text{air}} = V - V_{\text{dry matter}} - V_{\text{water}} \quad (24)$$

飽水時の単位体積当たりの生細胞内水分量 ($V_o V^{-1}$) は、P-V 曲線法で得られるアポプラスト水 (AW、図-1)、 V_{water} から次式で求めた。

$$V_o V^{-1} = V_{\text{water}} (1 - AW) / V \quad (25)$$

飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{ssat})、生細胞内水分量 (V_o)、およびそれに溶け込んでいる溶質 osmole 数 (N_s) の関係は、van't Hoff の浸透圧の法則を表す次式で表される。

$$\Psi_{\text{ssat}} V_o = N_s R T \quad (26)$$

この関係から、単位体積当たりの溶質量 ($N_s V^{-1}$) を次式で求めた。

$$N_s V^{-1} = \Psi_{\text{ssat}} V_o / (V R T) \quad (27)$$

R : ガス定数、T : 絶対温度

以上の水分に関する計測の他に、測定に用いた試料の針葉の最大長 (MNL: maximum needle length) をノギスで測定した。

測定の繰り返しは6点で、平均値を代表値として用いた。

P-V 曲線による水分特性の測定は、採集の翌日から3日間、形態的特徴の測定は、採集後4日目に行った。いずれも測定は、1990年2月から1991年2月にかけて、およそ2月ごとに行った。

2. 結果

① RWC_{tip}

圧ポテンシャル (Ψ_p) を失って細胞が初発原形質分離を引き起こす相対含水率 (RWC_{tip}) は、南沢サンブ、郷台地スギとも、梢端部と最下部はほぼ同じかまたは梢端部がやや低かった (図-19)。しかし、いずれも明かな季節変化はみられなかった。これを個体間で比べた場合、梢端部、最下部とも測定期間を通じて南沢サンブがやや高い範囲にあった。

② $\Psi_{w\text{tip}}$ 、 Ψ_{ssat}

初発原形質分離を引き起こす水ポテンシャル ($\Psi_{w\text{tip}}$)、十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_{ssat}) は、南沢サンブ、郷台地スギの上下とも6月の新葉が最も高く、以降徐々に低下して2月が最も低かった (図-20)。また、両クローンとも $\Psi_{w\text{tip}}$ 、 Ψ_{ssat} は、測定期間を通して梢端部が最下部と比べて低かった。梢端部の $\Psi_{w\text{tip}}$ は、南沢サンブが $-1.74 \sim -3.53 \text{MPa}$ 、郷台地スギが $-1.76 \sim -3.20 \text{MPa}$ で、6月を除いて南沢サンブがやや低い範囲にあったが、最下部では両者はほぼ同じであった。 Ψ_{ssat} は、梢端部、最下部とも測定期間を通して南沢サンブが低い範囲にあり、その違いは最下部で大きかった。

③ $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$

単位葉乾重当たりの飽水時の生細胞内液量 ($V_o DW^{-1}$) は、南沢サンブ、郷台地スギとも6月の新葉が最も高く、以降徐々に低下する傾向がみられた (図-21)。また、成長期の $V_o DW^{-1}$ は最下部が梢端部と比べて高い値を示した。南沢サンブの場合、 $V_o DW^{-1}$ の上下の差は6月が最も大きく、以降徐々に減少した。郷台地スギの場合、成長期の $V_o DW^{-1}$ の上下差は、10月にやや大きかったほかはあまり変化しなかった。

V_o にとけ込んでいる単位葉乾重当たりの溶質 osmole 数 ($N_s DW^{-1}$) は、上下、個体間で異なった傾向がみられた (図-21)。南沢サンブの場合、最下部では6

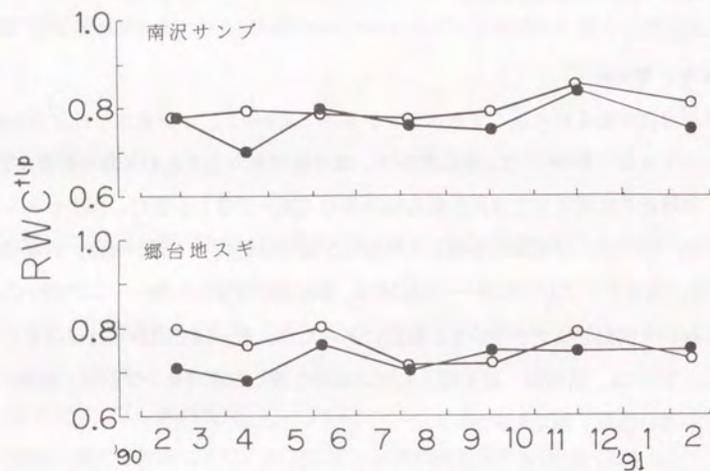


図-19 膨圧を失うときの相対含水率 (RWC^{tup}) の季節変化
Seasonal changes in relative water content at turgor loss (RWC^{tup})

●: 梢端部, ○: 最下部
●: upper, ○: lower

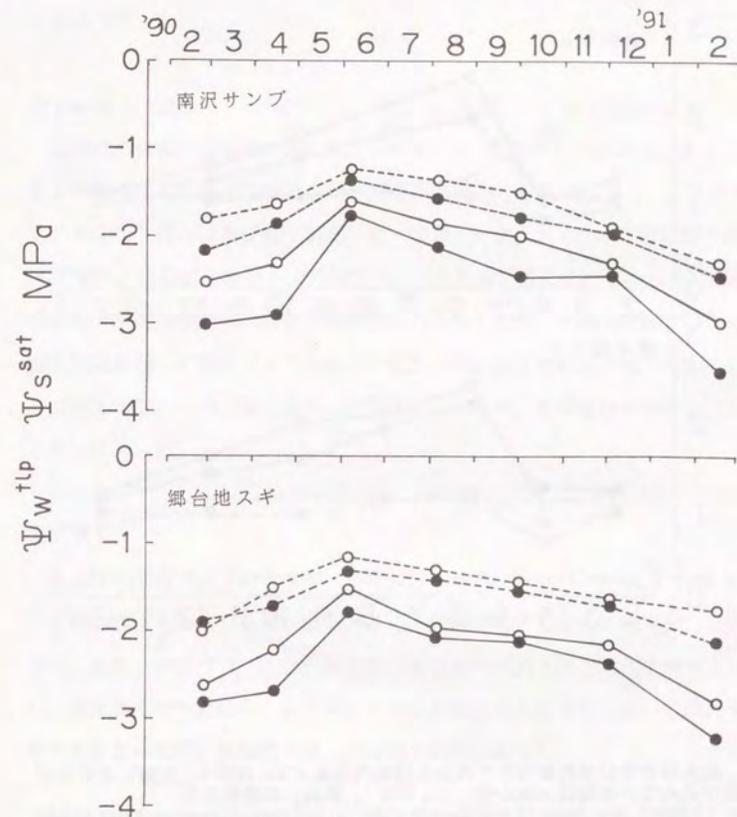


図-20 膨圧を失うときの水ポテンシャル (Ψ_w^{tup} , 実線) と十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_s^{sat} , 破線) の季節変化
Seasonal changes in water potential at turgor loss (Ψ_w^{tup} , solid line) and osmotic potential at full turgidity (Ψ_s^{sat} , broken line)

●: 梢端部, ○: 最下部
●: upper, ○: lower

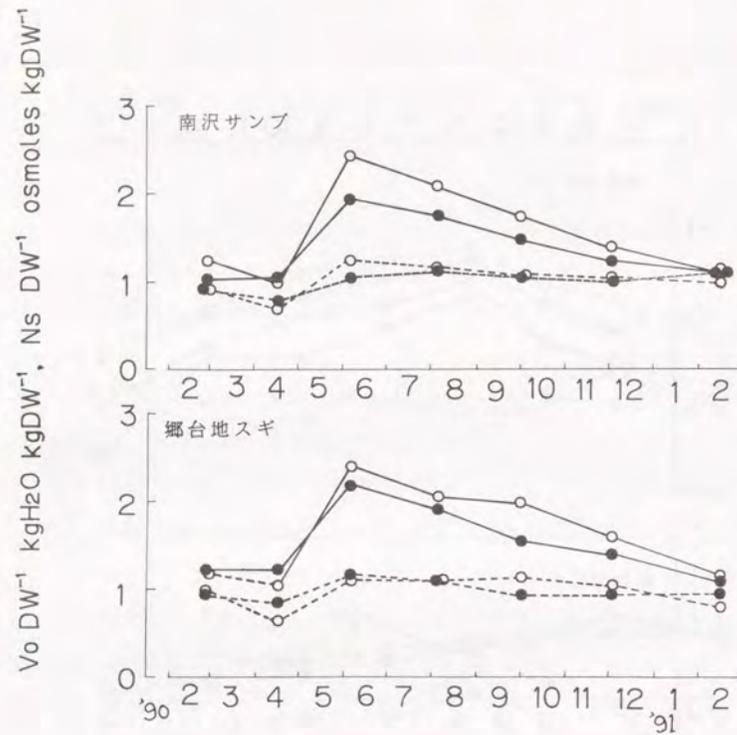


図-21 飽水時の単位葉乾重当たりの全生細胞内液量 ($V_o DW^{-1}$, 実線) とそれに
 溶け込んでいる溶質osmole数 ($N_s DW^{-1}$, 破線) の季節変化
 Seasonal changes in volume of symplasmic water at full turgidity per unit dry weight
 ($V_o DW^{-1}$, solid line) and number of osmoles per unit dry weight ($N_s DW^{-1}$, broken
 line) in each species

●: 梢端部, ○: 最下部
 ●: upper, ○: lower

月から2月にかけて徐々に低下する傾向が見られたが、梢端部では、こうした低下は明かではなかった。郷台地スギの場合、最下部では、2月と4月に低く6月から10月はあまり変化しなかった。梢端部は南沢サンブの最下部と同様、成長期に低下するようだった。

④ ϵ_{max}

細胞壁の体積弾性係数の最大値 (ϵ_{max}) は、南沢サンブの場合、上下とも90年2月から4月にかけて低下した後、徐々に上昇する傾向を示し、12月が最大で、91年2月には再び低下した(図-22)。また、 ϵ_{max} の値は最下部が5.48~14.55MPa、梢端部が6.30~11.95MPaで、上下の違いはみられなかった。郷台地スギの場合、梢端部は南沢サンブと同様の傾向を示したが、 ϵ_{max} の値は4.67~9.05で、測定期間を通して南沢サンブと比べて低かった。最下部の ϵ_{max} は気温の上昇とともに低下するという、他と異なった変化を示したが、その値は南沢サンブとほぼ同じ範囲にあった。

⑤ VWC

飽水時の体積当たりの含水率 (VWC: Volumetric Water Content, $V_{water} V^{-1}$) は、いずれの個体も新葉の6月が最も大きく、葉齢が増すとともに低下した(図-23)。また、南沢サンブ、郷台地スギとも梢端部が最下部と比べてやや大きかった。個体間で比べた場合、最下部のVWCの値は91年2月を除いて南沢サンブがやや大きかったが、梢端部では、ほぼ同じ範囲にあった。

⑥ AS

空隙率 (AS: Air Space, $V_{air} V^{-1}$) は、南沢サンブ、郷台地スギとも、測定期間を通して最下部が大きい値を示した(図-23)。南沢サンブの場合、ASの値は梢端部、最下部とも成熟に伴って上昇する傾向が見られた。郷台地スギの場合、梢端部では成長期を通じて僅かだが上昇する傾向がみられたが、最下部では8月が最も小さく、以降徐々に上昇した。また、南沢サンブと比べた場合、梢端部はほぼ同

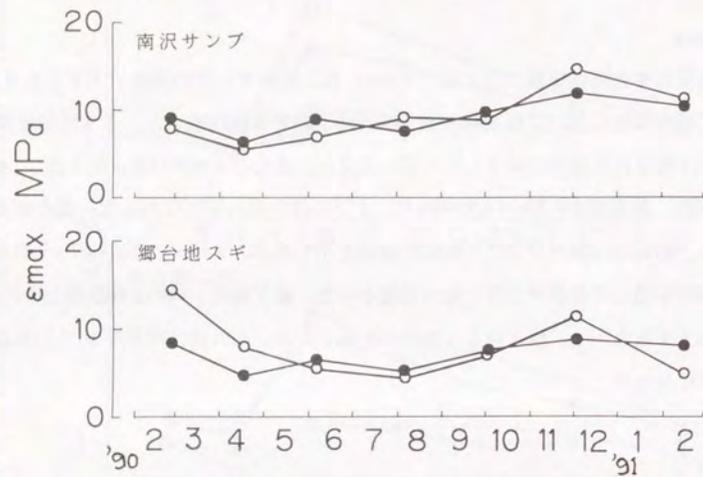


図-22 細胞壁の体積弾性係数の最大値 (ϵ_{max}) の季節変化
Seasonal changes in maximum value of bulk modulus of elasticity (ϵ_{max})

● : 梢端部、○ : 最下部
● : upper, ○ : lower

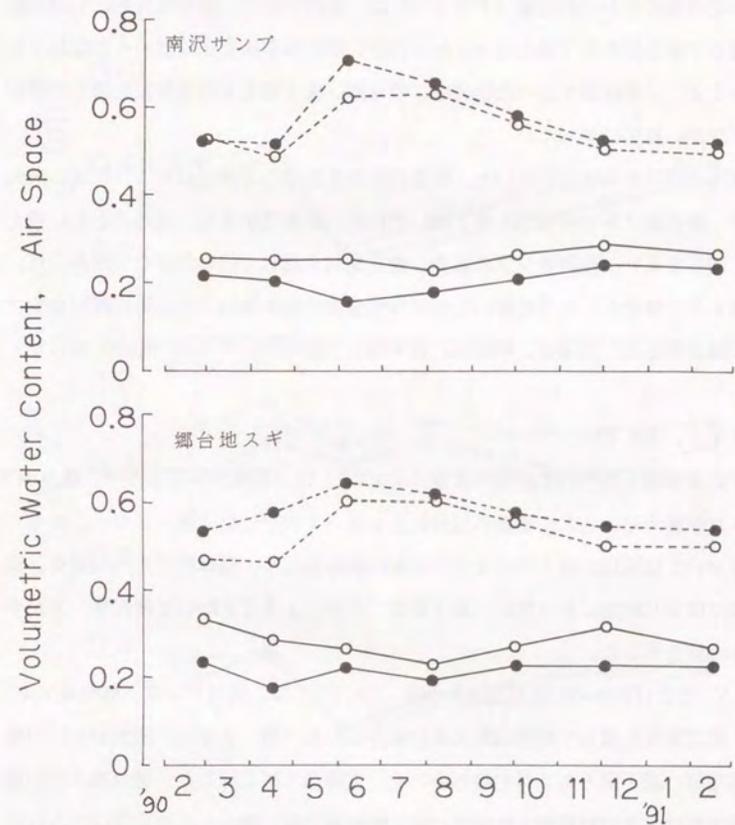


図-23 体積当たりの含水率 (破線) と空隙率 (実線) の季節変化
Seasonal changes in volumetric water content (solid line) and air space (broken line)

● : 梢端部、○ : 最下部
● : upper, ○ : lower

じ範囲にあったが、最下部は8月を除いて郷台地スギが大きい値を示した。

⑦FW V⁻¹、DW V⁻¹

飽水時の葉の見かけの比重 (FW V⁻¹) は、南沢サンブ、郷台地スギとも測定期間を通じて梢端部が最下部と比べてかったが、明かな季節変化は認められなかった (図-24)。個体間で比べた場合は、梢端部、最下部とも測定期間を通して南沢サンブが低い範囲にあった。

飽水時の試料から水分を除いた、乾重部分の見かけの比重 (DW V⁻¹) は、南沢サンブ、郷台地スギの梢端部、最下部いずれも、新葉で小さく、成熟とともに増大した (図-24)。南沢サンブの場合、測定期間を通じて梢端部がやや高かった。郷台地スギの場合も、4月を除いてやはり梢端部がやや高かった。また南沢サンブと郷台地スギを比べた場合、梢端部、最下部とも南沢サンブが高い範囲にあった。

⑧Vo V⁻¹、Ns V⁻¹

単位針葉体積当たりの生細胞内液量 (Vo V⁻¹) は、南沢サンブは6月、郷台地スギは8月が最大で、ともに葉齢の加齢にともなって低下した (図-25)。また、一部を除いて梢端部が最下部と比べて大きい値を示した。個体間で比べた場合、梢端部はほぼ同じ範囲にあったが、最下部は、10、12月を除いて南沢サンブがやや大きい値を示した。

Vo V⁻¹にとけ込んでいる溶質osmole数 (Ns V⁻¹) は、南沢サンブ、郷台地スギとも、測定期間を通じて梢端部が大きい値を示した (図-25)。南沢サンブの場合、梢端部、最下部とも4月が最も小さく、以降徐々に上昇した。郷台地スギの場合、最下部は10月以降低下に転じたが、梢端部では、明かな季節変化はみられなかった。また、南沢サンブと比べてやや低い範囲にあった。

⑨MNL

試料の最大針葉長 (MNL: Maximum Needle Length) は、南沢サンブ、郷台地スギとも、測定期間を通じて最下部が大きい値を示した (図-26)。南沢サンブの場

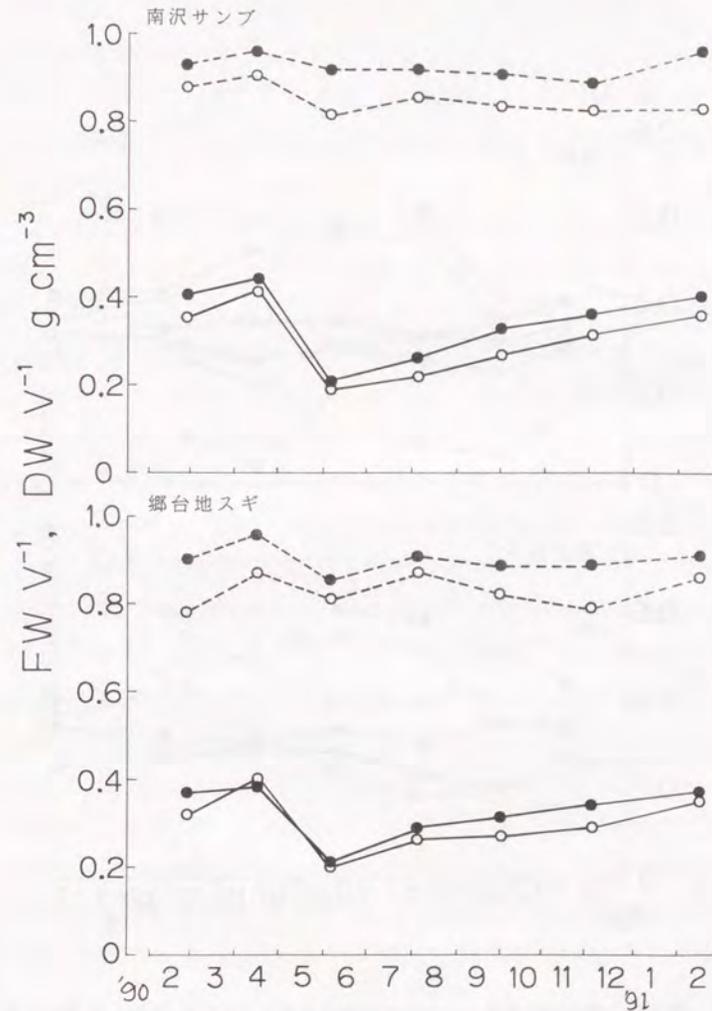


図-24 飽水時 (FW V⁻¹、破線) と絶乾時 (DW V⁻¹、実線) の見かけの比重の季節変化
Seasonal changes in FW V⁻¹(broken line) and DW V⁻¹(solid line)

●: 梢端部, ○: 最下部
●: upper, ○: lower

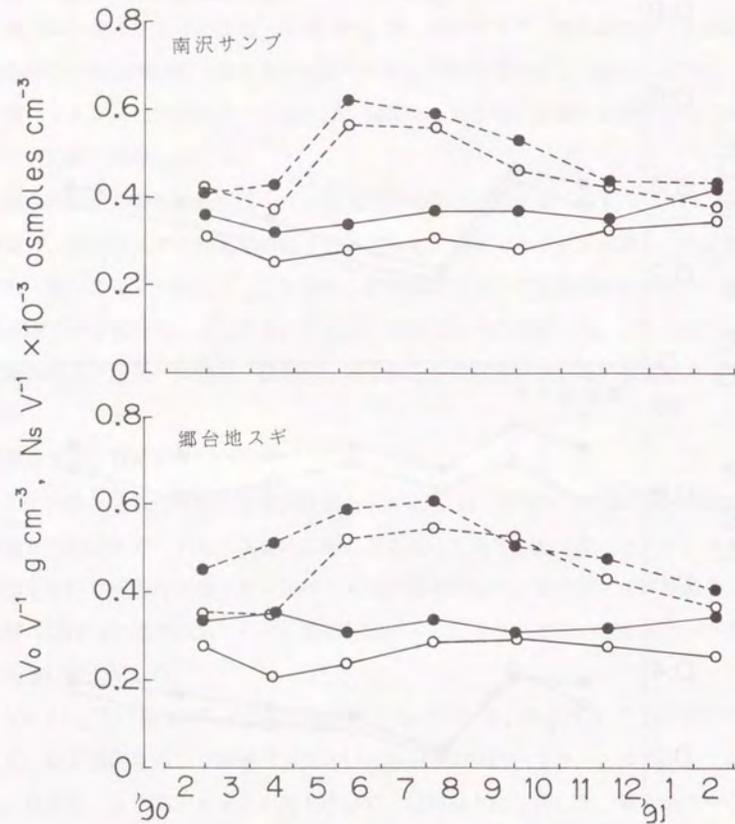


図-25 飽水時の単位葉体積当たりの全生細胞内液量 ($V_o V^{-1}$ 、破線) とそれに溶け込んでいる溶質osmole数 ($N_s V^{-1}$ 、実線) の季節変化
 Seasonal changes in volume of symplasmic water at full turgidity per unit leaf volume ($V_o V^{-1}$, broken line) and number of osmoles per unit leaf volume ($N_s V^{-1}$, solid line) in each species

● : 梢端部、○ : 最下部
 ● : upper, ○ : lower

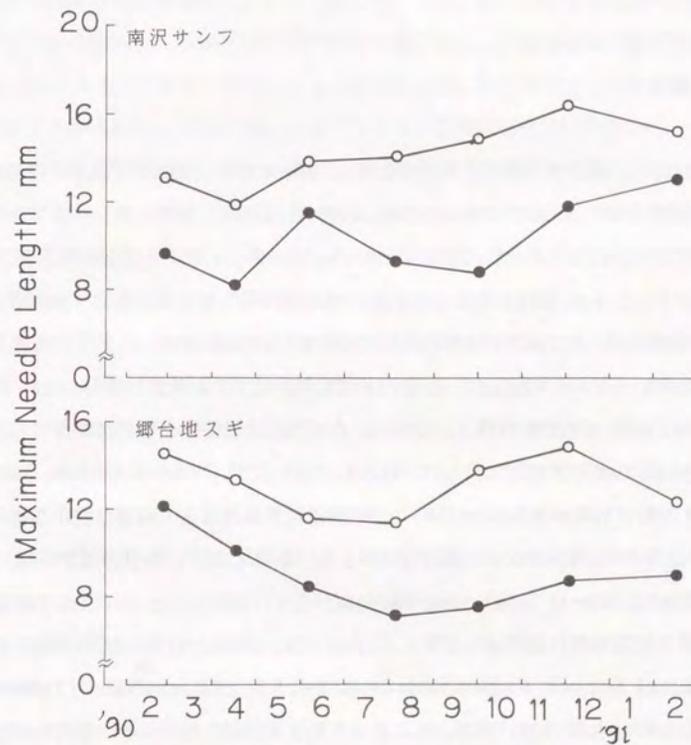


図-26 試料の最大針葉長の季節変化
 Seasonal changes in maximum needle length

● : 梢端部、○ : 最下部
 ● : upper, ○ : lower

合、最下部は1年葉の4月が最も短く、以降徐々に長くなった。梢端部も、6月にやや長かった他は、測定期間中徐々に長くなる傾向が見られた。これに対して郷台地スギでは、測定開始後梢端部、最下部とも徐々に短くなり、8月に最低値を示した後、徐々に長くなる傾向があった。個体間で比べた場合、MNLの値はほぼ同じ範囲にあった。

3. 考察

南沢サンブ、郷台地スギのRWC_{up}の値は0.68~0.85で、これまでスギで得られた値(矢幡 1978、Doi et al. 1986、丸山他 1989)とほぼ同じ範囲にあった。しかし、高さやクローンによるちがいは認められなかった。クモトオシ(スギ在来品種)では、圧ポテンシャル(Ψ_p)を失って細胞が初発原形質分離を引き起こす相対含水率(RWC_{up})は、上位葉が下位葉と比べてやや低い(矢幡 1978)。また、スギ苗木と樹高の高いスギの梢端部では、後者のRWC_{up}が低く、耐乾性に寄与していると考えられている(丸山他 1989)。しかし、人工的に乾燥条件を与えた場合でも、RWC_{up}は湿潤条件下で育てたものとほとんど変わらず(Wilson et al. 1980、Sobrado & Turner 1983、Wilson & Ludlow 1983)、乾燥に対する適応との関連は明かでない。

Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} は南沢サンブ、郷台地スギとも、新葉で高く、冬季が低かった。常緑樹の Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} は、一般に新葉の展開期が高く、成熟にともなって低下するが、新葉の展開時期は種によって異なるので、これらの値が最大になる時期も3月(*Pseudotsuga menziesii*, Ritchie & Shula 1984)から8月(*Tsuga canadensis*, Tyree et al. 1978、ヒノキ、水永 1986)までと種によって異なる。また秋から冬、春にかけては、 Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} は気温の変化と同様の変化を示す(Tyree et al. 1978、Ritchie & Shula 1984、Doi et al. 1986、水永 1986)。すなわち、気温の低下にともなってこれらの値は低下し、気温が上昇するとこれらの値も上昇する。

苗畑のスギ苗(Doi et al. 1986)の場合、 Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} は5月末から6月初めが最大で、以降徐々に低下して2月中旬に最低に達した後、急速に上昇している。南沢サンブ、郷台地スギも同様の傾向を示したが、このような季節変化のパターンは、

スギの一般的傾向と考えられる。

水ポテンシャル(Ψ_w)は高さの違いによっても左右され、水の通道抵抗を込みにしてその勾配は0.015~0.02MPa m⁻¹程度と見積もられる(Zimmermann and Brown 1971)。したがって、樹高18mの南沢サンブの梢端部と最下部(地上4m)、樹高25mの郷台地スギの梢端部と最下部(地上6m)では、高さによる水ポテンシャル差がそれぞれ0.21~0.28MPa、0.29~0.38MPa生じており、梢端部の葉は最下部と比べて水ストレスを受けやすい環境にある。南沢サンブ、郷台地スギとも梢端部の葉の Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} が低い。その結果、圧ポテンシャルを維持しやすい状態になっていたが、これは生育する環境の違いに適応した結果であろう。南沢サンブは郷台地スギと比べて樹高は低いが、舗装道路沿いの傾斜地にあり、凹地苗畑の郷台地スギよりも水ストレスを受けやすいと考えられる。梢端部の Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} が南沢サンブで低かったのは、こうした立地の違いを反映したものと考えられる。

乾燥条件下では、吸水による細胞の拡大成長が抑制されるので、葉細胞の体積は小さくなり(Cutler et al. 1977)、また細胞壁も肥厚すると考えられる(Wilson et al. 1980)。その結果、葉の生重全体に占める細胞壁の重量の割合が相対的に大きくなるので、乾重部分の割合も大きくなり、相対的に水分の重量の割合が小さくなる。単位葉乾重当たりの生細胞内液量(V_o DW⁻¹)の値が南沢サンブ、郷台地スギとも梢端部が小さかったのも(図-21)、乾重の見かけの比重(DW V⁻¹)が梢端部で大きかったことから明らかのように(図-24、後述)、細胞壁の割合が相対的に大きくなったことが原因と考えられる。一方、 V_o に溶け込んでいる溶質 osmole数(N_s DW⁻¹)には、上下の差はみられなかった。これらのことは、単位葉乾重当たりで比べた場合、梢端部ではより少ない生細胞内液に同じ量の溶質が蓄積されていることを示しており、これが最下部と比べて Ψ_{ssat} が低かった原因と考えられる。

葉の生重全体に占める細胞壁の重量の割合、すなわち乾重部分の占める割合は、成熟過程でも変化する(Ⅲ章)。また、葉内の空隙も成熟過程で徐々に発達する(後述)。すなわち、展開直後の新葉では細胞壁は薄く、葉乾重が全葉重に占める割合も小さい。その後の成熟過程では、細胞壁に2次壁が発達して肥厚するので、

葉重に占める乾重部分の割合は増大し、逆に水分の占める割合は相対的に低下する。南沢サンブ、郷台地スギの場合、 $V_o DW^{-1}$ は6月の新葉で大きく、冬季に最低になったが(図-21)、苗畑のスギ苗(Doi et al. 1986)も同様の傾向を示しており、こうした $V_o DW^{-1}$ の変化は、スギ葉の成長、成熟過程を反映したものと考えられる。

成熟過程で乾重部分の占める割合が増大するので、 V_o に溶け込んでいる溶質 osmole数も、単位葉乾重当たり($Ns DW^{-1}$)で比較すると相対的に低下する(Ⅲ章)。南沢サンブ最下部と郷台地スギ梢端部では、こうした成熟過程での $Ns DW^{-1}$ の低下の割合は、Ⅲ章の他の樹種と比べて小さかった(図-21)。また、南沢サンブ梢端部と郷台地スギ最下部では、成熟過程での $Ns DW^{-1}$ の低下はみられなかった。これらのことは、スギ葉ではⅢ章で調べた樹種と比べ、成熟過程での溶質の蓄積が大きく、この溶質の蓄積が Ψ_{ssat} の低下の一つの要因となっていることを示している。

南沢サンブ、郷台地スギとも、 $V_o DW^{-1}$ は梢端部で小さい傾向があり(図-21)、細胞壁の葉生重に占める割合は最下部と比べて大きい、すなわち、梢端部の細胞壁は最下部と比べて厚いと考えられるが、 ϵ_{max} には上下で差はみられなかった(図-22)。*Panicum maximum*は乾燥条件下で細胞壁が肥厚し、その結果弾性を失って ϵ_{max} が上昇するという(Wilson et al. 1980)。しかしスギ高樹高木の梢端部と幼齡木でも、梢端部は $V_o DW^{-1}$ が著しく低く、幼齡木と比べて厚い細胞壁をもっているが、 ϵ_{max} は逆に著しく低く、細胞壁は弾性に富んでいる(丸山他 1989)。クモトオシ(スギ在来品種)でも同様に、上位葉は乾重部分が下位葉と比べて多いが、 ϵ_{max} は逆に低い(矢幡 1978)。これらのことから、スギの場合、細胞壁の厚さは必ずしも体積弾性係数を左右しないと考えられる。

成長過程にある葉では、吸水による細胞の拡大が続いており、葉の体積当たりに占める水分量は多い。成熟過程では細胞壁や空隙が発達するので、水分量の全重量に占める割合は相対的に低下する。ここで得られた飽水時の葉の単位体積当たりの含水率(VWC : Volumetric Water Content)が、いずれも6月の新葉が高く、成熟にともなって低下したことは、こうした成熟過程での細胞壁と水分量の割合の変化を

反映したものと考えられる。空隙率(AS)は成熟過程で緩やかに上昇する傾向があり、成熟にともなう空隙の発達が認められる。また、南沢サンブ、郷台地スギとも VWC は梢端部が大きく、 AS は逆に最下部が大きかったことは、乾燥条件下で空隙の発達が抑制され、その結果、葉の体積全体に占める水分の量が相対的に多くなることを示している。

展開直後で成長過程にある葉では、細胞は吸水による拡大を続けており、細胞壁は未発達で薄い。成熟過程では、二次細胞壁が発達し、細胞壁は肥厚するので、葉全体に占める細胞壁の割合は増加する。飽水時の試料から水分を除いた、乾重部分の見かけの比重($DW V^{-1}$)は、いずれも6月の新葉で小さく、以降増大し続けた(図-24)。これは、こうした成熟にともなう細胞壁の発達、肥厚の過程を反映したものと考えられる。また、先に述べたように、乾燥条件下では葉細胞の拡大成長が抑制されて体積が小さくなり、細胞壁も肥厚する傾向がある。南沢サンブ、郷台地スギとも梢端部の $DW V^{-1}$ が大きかったのは、水ストレスを受けやすい条件下で細胞の体積が小さく、細胞壁が肥厚したためと考えられる。

葉の全重量は、細胞壁部分、細胞内外の水分、および空隙部分の重量に分けられる。細胞壁の主成分はセルロースで、その比重は1より大きいため、細胞壁の占める割合が大きくなるほど、葉の単位体積当たりの重さ(みかけの比重)は増してくる。また、空隙が少なく、水分で満たされているほど、みかけの比重は大きくなる。飽水時のみかけの比重($FW V^{-1}$)は、南沢サンブ、郷台地スギとも、梢端部の葉が最下部と比べて大きかったが(図-24)、これは、梢端部の葉では最下部と比べ、乾重部分すなわち細胞壁部分の割合が大きく(図-24)、空隙の発達が抑制されて、体積当たりの含水率(VWC)が大きかった(図-23)ことが原因と考えられる。この飽水時のみかけの比重($FW V^{-1}$)が測定期間を通じてあまり変化しなかったのは、成熟にともなう乾重部分の見かけの比重($DW V^{-1}$)の上昇(図-24)が、 VWC の低下(図-23)によって相殺されたためであろう。

単位葉乾重当たりで比べた場合の生細胞内液料($V_o DW^{-1}$)が、梢端部で小さくなるのは(図-21)、前述のように、梢端部で DW の主成分である細胞壁の占める割合が大きくなるためである。しかし単位体積当たりで比べた場合、梢端部で

は空隙が少なく水分量が相対的に多くなるため、 V_0/V^{-1} は最下部と比べて大きくなる(図-25)。 V_0 に溶け込んでいる溶質osmole数が、単位葉乾重当たりで比べた場合(N_s/DW^{-1})は上下で差がみられないのに対し(図-21)、単位体積当たり(N_s/V^{-1})では梢端部が大きかったのも(図-25)、同様の理由によると考えられる。成熟過程では V_0/V^{-1} は V_0/DW^{-1} と同様に低下する傾向がみられたが、 N_s/V^{-1} は N_s/DW^{-1} と反対に全体的に上昇する傾向があった。成熟過程における V_0/V^{-1} 、 N_s/V^{-1} のこのような変化は、葉の体積を基準と考えた場合、成熟過程での Ψ^{ssat} の低下が、溶媒量の減少と溶質の蓄積の二つの要因によって起こっていることを示している。またこれらのことから、溶媒や溶質の量から浸透調節を評価する場合、乾重、体積のいずれを基準にするか、十分注意する必要があると思われる。

以上の結果から、同じ個体でも樹冠内の部位によって水分環境は異なっており、乾燥状態におかれた上部の葉は、浸透調節により圧ポテンシャルの維持に有利な性質を獲得していることがわかった。さらに上部の葉は、形態的にも乾燥に強い構造を持つことを明らかにした。このような適応機構は、スギが高い樹高まで育つための必須条件と考えられる。新葉の長さか梢端部で短く最下部で長かったのも(図-26)、蒸散量を左右する表面積を小さくする適応の一つであろう。

- 低温 -

水分状態の悪化は、細胞の拡大成長の抑制、代謝機能の低下、気孔閉鎖によるガス交換の抑制、しおれ、といった過程を通して植物体に影響を与える。これらの過程はすべて成長期に起こること、冬季の蒸散が落葉樹ではほぼゼロで常緑樹でも著しく小さいこと、から、乾燥問題の論議は、主として春季から秋季の着葉期、成長期に限られてきた。しかし、Ⅲ章の結果から、 Ψ^{ssat} 、 Ψ^{wlp} はヒノキ、サワラの針葉樹では冬季に最も低く、乾燥抵抗性も冬季に最大になることが明らかになった。

Tsuga canadensis (Tyree et al. 1978)、*Abies amabilis* (Teskey et al. 1984)、*Cryptomeria japonica* (Doi et al. 1986)、*Heteromeles arbutifolia* M. Roem. (Davis & Mooney 1986)などの樹種でも、葉や枝葉の乾燥抵抗性が、秋から冬にかけて気温の低下とともに高まり、冬から春にかけて気温の上昇とともに低下するという。*Ilex opaca* AIT. (Roberts et al. 1980)、*Arctostaphylos glandulosa* Eastw.と*Ceanothus greggii* Gray (Bowman and Roberts 1985)でも、秋以降の気温の低下にともなう乾燥抵抗性の増大がみられる。O'Neil (1983b)は、キイチゴ(*Fragaria virginiana*)の越冬葉の乾燥抵抗性が0℃以下の気温によって急速に高まるが、この変化は葉の耐凍性獲得と関連していることを明らかにした。

カンキツ類では、土壤乾燥により人工的に水ストレスを与えた場合、過冷却の程度が高まると共に、耐凍性も増大することが知られている(Yelenosky 1979)。同じくカンキツ類で、11月から1月にかけて土壤乾燥処理を行った実験(山田他 1987)で、11月と12月では乾燥処理を与えた場合に葉、茎、根、各組織のプロリン含量と全糖含量が増加し、その結果耐寒性が増大することが明らかにされた。水ストレスの前歴により乾燥抵抗性が高められる現象は、すでに述べたように多くの種で認められており(Jones & Turner 1978、Ike & Thurtell 1981、O'Neil 1983a、Wilson & Ludlow 1983、Bowman & Roberts 1985、Rada et al. 1985)、これらは環境条件に対する一種の適応(浸透調節、osmotic adjustment)と評価されている。カンキツ類での前述のような変化も、水ストレスに対する乾燥抵抗性の変化によって引き起こされ

たものと考えられる。

冬季には、蒸散による水分状態の悪化が成長期と比べて著しく小さい反面、細胞外凍結による脱水が原因で、水ストレスを引き起こす場合がある。また土壌や幹、枝の凍結による水の供給停止が長期間つづけば、蒸散速度が低くても水ストレスを引き起こす。晩秋から初冬の凍害、冬季の寒風害と呼ばれる傷害は、こうした水ストレスが主な原因であり、圧ポテンシャル (Ψ_p) を失うことが被害発生の主要因と考えられている (土井 1984)。

冬季に気温の低下とともに乾燥抵抗性が高まるのは、水ストレスが原因で起こる凍害、寒風害に対する適応であり、冬季の水分特性は耐凍性を知る上で重要な意味を持つと考えられる。ここでは、冬季の低温による水ストレスに対する適応性を明らかにするため、気温の低下に伴う水分特性の変動をしらべた。樹種は、暖温帯から冷温帯まで幅広い温度域に分布し (前田 1983)、札幌では冬季に -25°C の凍結にも耐える (堀内・酒井 1973) ことから、温度適応性が高いと思われるスギを選び、その中から耐凍度の異なるいくつかのクローンを用いた。

1. 材料と方法

茨城県林試 (茨城県那珂郡那珂町) 構内に植栽されているスギ耐凍性選抜木および精英樹から、耐凍性の高いクローン (耐凍19号、耐凍37号、耐凍56号、以下それぞれ19号、37号、56号とする)、耐凍性の低いクローン (耐凍16号、耐凍17号、精英樹筑波1号、以下それぞれ16号、17号、筑波1号とする) を材料として選んだ。茨城県林

試で1982年と83年の11月中旬と12月中旬に行った凍結実験¹⁾の結果得られた各

1)凍結実験は、以下の方法で行った。前処理として 0°C で2時間置いた後、 5°C 刻みで約1時間毎に温度を下げ、所定の温度で16時間放置する。処理後、 0°C で約4時間置き屋内の水槽で水挿しし、およそ1カ月後に被害検定を行った。

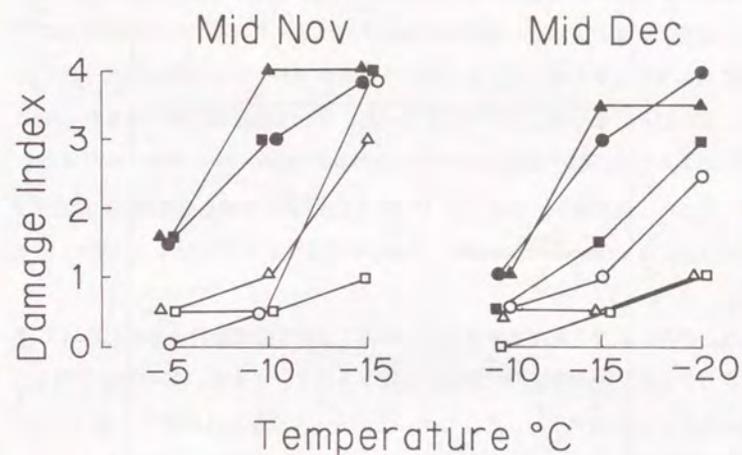


図-27 耐凍性の高いクローン (○: 耐凍19号、△: 耐凍56号、□: 耐凍37号) と低いクローン (●: 筑波1号、▲: 耐凍16号、■: 耐凍17号) の凍結処理温度と枝葉の被害度の関係
Relationships between freezing temperature and damage index of shoots in freezing tolerant (○: No.19, △: No.56, □: No.37) and intolerant (●: Tsukuba-1, ▲: No.16, ■: No.17) clones

被害度 0:無被害、1:微害、2:中害、3:激害、4:枯死
Damage index 0: no damage, 1: slightly damaged, 2: damaged, 3: severely damaged, 4: dead

クローンの枝葉の処理温度と被害度の関係を図27に示す。

これらの植栽木から80cm~1mの長さの枝を切り取り、ただちに水切りを行い、農林水産省林業試験場(茨城県稲敷郡荏岐町)に持ち帰り、ビニール袋をかぶせて1晩屋外に放置した。枝採集の際、高さ(Hellkvist et al. 1974)や光前歴(矢幡 1978、丸山・森川 1983)による違いをさけるため、すべて地上1~1.5mの高さの日当りのよい枝を選んだ。十分吸水した試料から先端付近の葉を切り取ってP-V曲線を作成し、II章と同様の方法で、水分特性を表すパラメータとその相互の関係を調べた。試料から水分を失わせる方法としては、試料をプレッシャーチャンバー内で加圧して、切り口から水を押し出す方法をとった。P-V曲線は試料に含まれる軸部分の割合によっても影響を受けるので(Neufeld and Teskey 1986、Parker and Pallardy 1987)、なるべく同じ葉位の同じ重さ(生重で2g前後)の葉を選んだ。木部圧ポテンシャル(xpp: xylem pressure potential)の値をそのまま水ポテンシャル(Ψ_w)として用いた。

測定は、19号、筑波1号は1987年10月19日から12月15日にかけておよそ10日ごとに、他の16、37、56号は同年12月7、14日、17号は12月9、15日のそれぞれ2回ずつ行った。なお、このP-V曲線法は再現性が高いことから、測定の繰り返しは行わなかった。

2. 結果

① RWC^{tip}

圧ポテンシャル(Ψ_p)が0になり、細胞が初発原形質分離をひきおこすときの相対含水率(RWC^{tip})は、19号では、測定開始から徐々に低下し、11月18日に最低に達した後上昇に転じた(図-28)。筑波1号では、測定開始時が最も高く、11月9日に最低に達した後上昇し、11月18日以降は大きな変化はみられなかった。また、19号と比べた場合、測定開始から11月末までは19号が低い値を示したが、12月では逆に筑波1号が低かった。12月測定の他の4クローンは

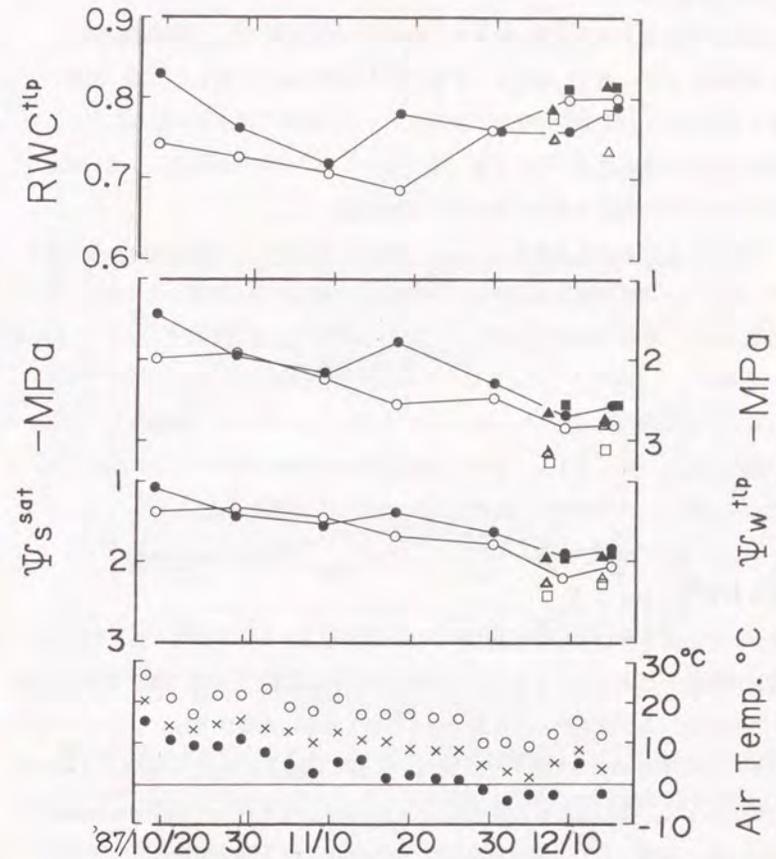


図-28 膨圧を失うときの相対含水率(RWC^{tip})、水ポテンシャル(Ψ_w^{tip})、十分吸水したときの浸透ポテンシャル(Ψ_s^{sat})と、3日ごとの最高(O)、最低(●)気温および平均気温の平均値(x)
Relative water content at turgor loss(RWC^{tip}), water potential at turgor loss(Ψ_w^{tip}), osmotic potential at full turgidity(Ψ_s^{sat}) in each clone, and maximum(O), minimum(●), and mean(x) temperature of each three days

○: 耐凍19号、△: 耐凍56号、□: 耐凍37号
●: 筑波1号、▲: 耐凍16号、■: 耐凍17号
○: No.19, △: No.56, □: No.37, ●: Tsukuba-1, ▲: No.16, ■: No.17

0.73~0.82で、バラツキが大きくクローン間の違いは明らかでなかった。

② Ψ^{wtp} 、 Ψ^{ssat}

Ψ_p が0になる時の水ポテンシャル (Ψ^{wtp}) は、19号では、測定開始時の-2.00 MPaから徐々に低下し続け、12月には-2.8MPa以下に達した(図-28)。筑波1号の場合も測定開始後低下したが、11月中旬に1度上昇がみられ、12月の値は-2.6MPa前後であった。これらをクローン間でくらべた場合、10月末と11月上旬の2回の測定を除いて19号の Ψ^{wtp} が低かった。

十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ^{ssat}) も Ψ^{wtp} と同様の傾向がみられた(図-28)。19号では12月には-2MPa以下に達したが、筑波1号の場合、12月の Ψ^{ssat} は-1.9MPa前後であった。また、10月末と11月中旬をのぞいて19号の Ψ^{ssat} が低かった。他の4クローンは、 Ψ^{wtp} は耐凍性の高いクローン(37、56号)で-2.75~-3.26MPa、低いクローン(16、17号)で-2.54~-2.80MPaと、前者が低い値を示した(図-28)。 Ψ^{ssat} も同様に37、56号が-2.19~-2.41MPa、16、17号が-1.90~-2.03MPaで、耐凍性の高いクローンが低かった。

③ $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$

十分吸水したときの単位葉乾重当りの生細胞内液量 ($V_o DW^{-1}$) は、19号では測定開始後徐々に低下し、12月15日は10月の1/2強であった(図-29)。筑波1号の場合、10月末から11月中旬にかけて上昇した後低下し、12月15日はやはり最大時のほぼ1/2であった。また、11月以降は筑波1号が19号とくらべて高い値を示した。生細胞内液に溶けこんでいる単位葉乾重当りの溶質 osmole数 ($N_s DW^{-1}$) は、筑波1号では測定開始後徐々に上昇し、11月18日以降低下に転じ、12月15日は測定開始時とほぼ同じ値であった(図-29)。19号の場合、測定時期による傾向は明かでなかったが、測定期間を通して筑波1号とほぼ同じ範囲にあった。他の4クローンでは、 $V_o DW^{-1}$ は1.34~1.69、 $N_s DW^{-1}$ は1.04~1.36で、クローンによる違いは明かでなかった。

④ ϵ_{max}

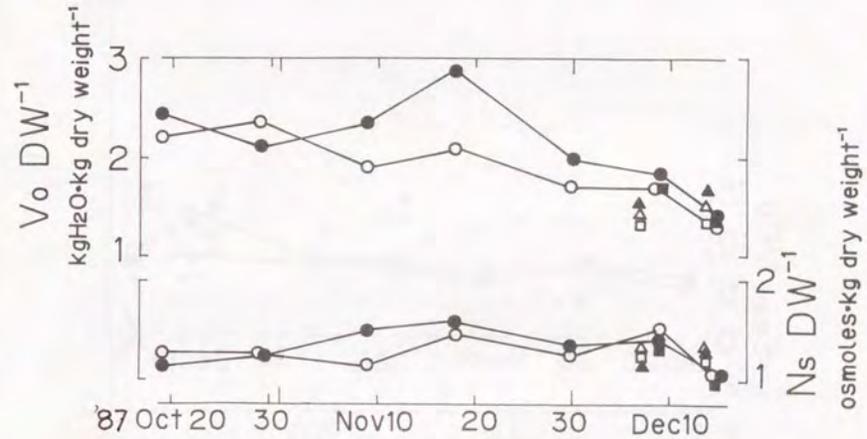


図-29 飽水時の単位葉乾重当りの全生細胞内液量 ($V_o DW^{-1}$) とそれに溶け込んでいる溶質 osmole 数 ($N_s DW^{-1}$)
Volume of symplasmic water at full turgidity per unit dry weight ($V_o DW^{-1}$) and number of osmoles per unit dry weight ($N_s DW^{-1}$) in each clone

○: 耐凍19号、△: 耐凍56号、□: 耐凍37号
●: 筑波1号、▲: 耐凍16号、■: 耐凍17号
○: No.19, △: No.56, □: No.37, ●: Tsukuba-1, ▲: No.16, ■: No.17

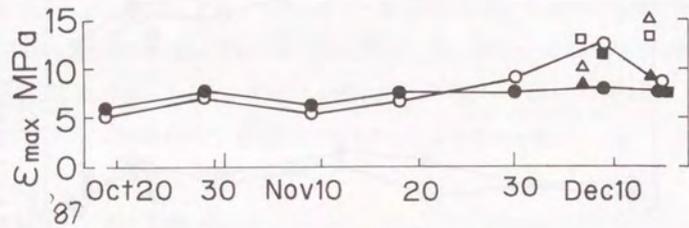


図-30 細胞壁の体積弾性係数の最大値 (ϵ_{max})
Maximum value of bulk modulus of elasticity (ϵ_{max}) in each clone

- : 耐凍19号、△ : 耐凍56号、□ : 耐凍37号
- : 筑波1号、▲ : 耐凍16号、■ : 耐凍17号
- : No.19, △ : No.56, □ : No.37, ● : Tsukuba-1, ▲ : No.16, ■ : No.17

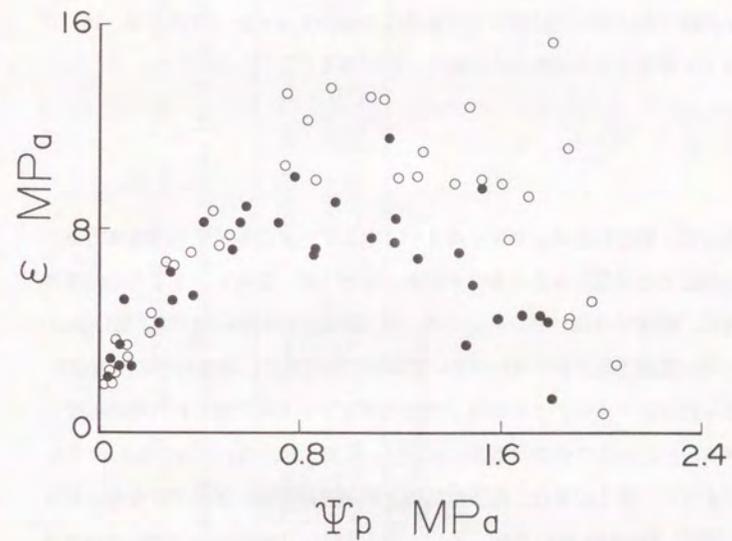


図-31 12月測定耐凍性の高いクローン(○: 19, 56, 37号)と低いクローン(●: 16, 17, 筑波1号)の圧ポテンシャル(Ψ_p)と細胞の体積弾性係数(ϵ)の関係
Relationships between pressure potential(Ψ_p) and bulk modulus of elasticity(ϵ) in freezing tolerant(○: No.19, 56, and 37) and intolerant(●: No.16, 17, and Tsukuba-1) clones measured in December

19号と筑波1号の細胞の体積弾性率 (ϵ_{max}) は、12月始めの19号が高かった他は、時期やクローンによる違いは明らかでなかった(図-30)。しかし他の4クローンでは、耐凍性の高いクローン(37、56号)が10.04~15.33MPa、低いクローン(16、17号)が7.46~11.67MPaで、前者がやや高い範囲にあった。また、12月の測定をまとめて Ψ_p と ϵ の関係を比べた場合、 Ψ_p が0.8MPaより低い範囲では差はないが、 Ψ_p がそれ以上の範囲で耐凍性の高いクローン(19、37、56号)では Ψ_p の上昇に対する ϵ の低下が小さく、結果として耐凍性の低いクローン(筑波1号、16、17号)と比べて ϵ が高くなる傾向がみられた(図-31)。

3. 考察

膨圧を失って、細胞が初発原形質分離を引き起こすときの相対含水率 RWC_{up} は、今回の測定では時期によるバラツキはあったが(図-28)、12月の結果をまとめた場合、耐凍性の高いクローン(19、37、56号)が 0.786 ± 0.023 、低いクローン(16、17、筑波1号)が 0.781 ± 0.031 で両者に差はなく、耐凍性との関連は明らかでなかった(表-4)。この値は、苗畑スギ苗で12月に得られた値の0.82(Doi et al. 1986)と比べてやや低い範囲にあった。 RWC_{up} については、これまでも述べてきたように、多くの場合、乾燥抵抗性との関連は明確にされてこなかった(Parker et al. 1982, Hinckley et al. 1983, 丸山・森川 1984, Teskey et al. 1984, Doi et al. 1986, Sobrado 1986, Davis & Mooney 1986)。スギの乾燥抵抗性に関しても、 RWC_{up} の寄与は小さいと考えられる。

スギの耐凍性は、秋から冬にかけて気温の低下にともなって高まるが(堀内・酒井 1973)、ここでみられた Ψ_{wtp} 、 Ψ_{ssat} の低下は、この時期の耐凍性の増大とよく一致している。常緑樹の場合、 Ψ_p が0になるときの水ポテンシャル(Ψ_{wtp})、十分吸水したときの浸透ポテンシャル(Ψ_{ssat})は、秋以降気温の低下に伴って低下する(Tyree et al. 1978, Roberts et al. 1980, 丸山・森川 1984, Teskey 1982, Doi et al. 1986, Davis & Mooney 1986)。Fragaria virginiana (O'Neil 1983b)では、浸透ポテンシャル(Ψ_s)は0℃以下の気温にさらされることで著しく低下するが、19号、筑波

表-4 12月測定の、耐凍性の高いクローン(19、56、37号)と低いクローン(16、17、筑波1号)の水分特性
Water relation parameters in tolerant(No. 19, 56, and 37) and intolerant(No. 16, 17, and Tsukuba-1) clones measured in December

	n	RWC_{up}	Ψ_{wtp} -MPa	Ψ_{ssat} -MPa	$V_o DW^{-1}$	$N_s DW^{-1}$	ϵ
tolerant	6	0.786 ± 0.023	$2.97 \pm 0.21^{**}$	$2.23 \pm 0.12^{**}$	1.43 ± 0.15	1.29 ± 0.15	$12.14 \pm 2.50^*$
intolerant	6	0.781 ± 0.031	2.62 ± 0.10	1.93 ± 0.05	1.56 ± 0.16	1.22 ± 0.15	8.71 ± 1.55

*, **, それぞれ危険率5%と1%で有意差有り
*, **, significantly different at level of 5% and 1%, respectively

1号でも、最低気温が0℃以下の日が現れた後の12月上旬の Ψ_{ssat} の低下は大きく、秋から冬にかけての気温の低下にともなう Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} の低下は、耐凍性を高めるための適応と考えられる。

12月の結果を耐凍性の高いクローンと低いクローンで比べた場合、 Ψ_{wtlp} はそれぞれ -2.97 ± 0.21 MPa、 -2.62 ± 0.10 MPa、 Ψ_{ssat} はそれぞれ -2.23 ± 0.12 MPa、 -1.93 ± 0.05 MPaで、いずれも耐凍性の高いクローンが低かった(表-4)。また、同じ Ψ_w に対する Ψ_p は、耐凍性の高いクローンが高かった(図-32)、さらに11月中旬以降の Ψ_{wtlp} 、 Ψ_{ssat} の差異(図-28)と合わせ、凍害の発生しやすい晩秋から初冬にかけての水欠差に対する Ψ_p の維持は、耐凍性の高いクローンが有利であると考えられる。

以上の結果は、気温の低下に伴う乾燥抵抗性の変化は耐凍性の変化とよく対応していること、耐凍性の高いクローンでは初冬の乾燥抵抗性が高く、耐凍性と乾燥抵抗性に密接な関連があること、を示している。

(15)式から、 Ψ_{ssat} は十分吸水したときの生細胞内液量(V_o)とそれに溶け込んでいる溶質osmole数(N_s)で決まる。しかし単位葉乾重当りのこれらの値については、11月末以降の V_o DW⁻¹が低い値を示した他は、時期やクローンによる違いは明らかでなかった(図-29)。また、12月の測定結果を耐凍性の高いクローンと低いクローンで比べた場合、 V_o DW⁻¹はそれぞれ 1.43 ± 0.15 と 1.56 ± 0.16 、 N_s DW⁻¹はそれぞれ 1.29 ± 0.15 と 1.22 ± 0.15 で、 V_o DW⁻¹は耐凍性の低いクローンが、 N_s DW⁻¹は耐凍性の高いクローンが、やや低かったが、有意差はみられなかった(表-4)。低温下に置かれた細胞や冬期の細胞の浸透ポテンシャルが低い原因として、デンプンと可溶性の糖類の含有量の比率が変化すること(O'Neil 1983b、Pollock & Lloyd 1987)、可溶性糖類の含有率が高まること(Rada et al. 1985)、含水量が少なく糖、糖アルコール、アミノ酸などの溶質が多いこと(酒井 1982)、などが知られている。しかし今回の測定からは、浸透調節における溶質量の変動の役割は明かにできなかった。

Ⅲ章でも述べたが、葉乾重を基準に比較した場合、浸透調節は溶質量の変動だけでなく溶媒量の変動もともなう場合がある(Wilson et al. 1980、Sobrado & Turner

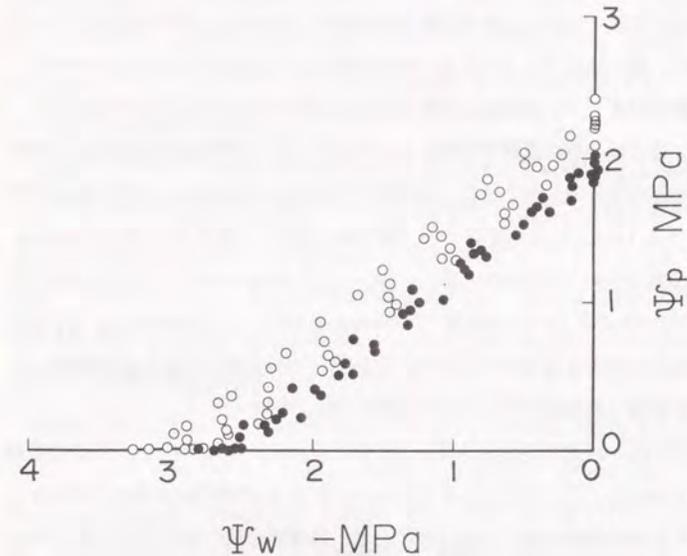


図-32 12月測定した耐凍性の高いクローン(○)と低いクローン(●)の水ポテンシャル(Ψ_w)と圧ポテンシャル(Ψ_p)の関係
Relationships between water potential(Ψ_w) and pressure potential(Ψ_p) in freezing tolerant(○) and intolerant(●) clones measured in December

1983, Myers & Neals 1986, Thomas 1987)。これらは、葉細胞の体積の縮小による細胞内液量の減少 (Cutler et al. 1977) や、細胞壁の肥厚による乾重部分の増大 (Wilson et al. 1980) が原因と考えられる。今回のスギでは、有意差はなかったが V_o DW^{-1} は耐凍性の高いクローンが小さく、低温に対して、耐凍性の高いクローンでは、細胞の体積がより縮小し、細胞壁がより肥厚する可能性を示唆している。したがって、低温に対する溶媒・溶質量の変動を比較する場合も、単位葉乾重当たりの値だけでなく、葉の体積当たりのこれらの値を検討する必要があると考えられる。

細胞の体積弾性率 (ϵ) は細胞の物理的性質を表す1つのパラメーターであり、この値が低い場合は細胞が柔軟で弾性にとんでいること、高い場合は強固で可塑性が高いことを示している。たとえば、落葉樹と常緑樹では前者の ϵ が低い傾向があり (Roberts et al. 1981, 丸山・森川 1983, Sobrado 1986)、落葉樹の *Carya tomentosa* Nutt. では成長期の平均で 2.52 MPa と著しく低い (Parker et al. 1982)。また、同じ樹種でも葉位 (Tyree et al. 1978) や葉齢 (Roberts et al. 1981)、生育段階 (丸山・森川 1984) などによっても ϵ は異なるという。しかし、これらはいずれも成長期のもので、冬期の ϵ を調べた例は少ない (土井 1984, 池田 1990)。

今回の測定では、耐凍性の高いクローンと低いクローンを比べると、 Ψ_p が高い場合に前者の ϵ が高く (図-3 1)、また ϵ_{max} も 12.14 ± 2.50 MPa と 8.71 ± 1.55 MPa (表-4) で前者が高かった。これらのことは、耐凍性の高いクローンは低いクローンと比べて、細胞が強固で可塑性にとむことを示している。冬の細胞の特徴としては、細胞壁が可塑性にとみ、強度の脱水や機械的ストレスに対して高い耐性をもつことがあげられる (酒井 1982)。ここでえられた ϵ や ϵ_{max} のクローンによる違いは、細胞の可塑性、物理的強度を反映しており、 ϵ はスギの耐凍性を評価する上で、指標の一つとなりうる。

以上の結果、スギでは、気温の低下に対して浸透調節により急速に乾燥抵抗性を高め、さらに細胞壁の強度を高めることで、耐凍性を獲得することがわかった。スギは暖温帯から冷温帯まで気温的にかなり広い範囲にわたって分布しているが (前田 1983)、このような低温下における急速な乾燥抵抗性の獲得は、冷温帯まで分布を可能にしている要因の一つと考えられる。

VI. 総合討論

蒸散による水分の消費に対し、吸水による供給はある程度遅れを生じるので、植物体の相対含水率 (RWC) は通常蒸散の開始とともに低下する。RWC が低下すれば、生細胞内液の溶質濃度が上昇するので、浸透ポテンシャル (Ψ_s) は低下する。また脱水により細胞の体積が減少するので、細胞壁に生じている圧力 (圧ポテンシャル、 Ψ_p) も低下する。その結果、両者の和で表される水ポテンシャル ($\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p$) も低下する。

土壌からの吸水の原動力は、葉の水ポテンシャル (Ψ_{wleaf}) と土壌の水ポテンシャル (Ψ_{wsoil}) の差 ($\Delta \Psi_w = \Psi_{wsoil} - \Psi_{wleaf}$) である。土壌水分が十分、すなわち Ψ_{wsoil} が高ければ、同じ Ψ_{wleaf} に対するこの水ポテンシャル差 $\Delta \Psi_w$ は大きい。土壌水分が減少、すなわち Ψ_{wsoil} が低下すれば、同じ Ψ_{wleaf} に対する $\Delta \Psi_w$ は低下し、加えて土壌から根への吸水抵抗も急速に増大するので (Gardner & Ehlig 1962)、吸水は困難になる。

Ψ_{wleaf} が低下すれば、 Ψ_{wsoil} の低下に対して $\Delta \Psi_w$ を高く維持できる。しかし圧ポテンシャル (Ψ_p) を失うと葉はしおれてしまうので、 Ψ_{wleaf} の低下には限界がある。したがって、 Ψ_p を維持したまま、どこまで Ψ_{wleaf} を下げることが出来るかが、乾燥抵抗性を比較する、一つの物差しになる。

耐乾性の高いクロマツでは、 Ψ_p を失うときの水ポテンシャル (Ψ_{wilp}) が低く、かなり低い Ψ_{wleaf} までこの Ψ_p を維持できる (図-5)。その結果、土壌が乾燥して Ψ_{wsoil} が低下しても、正の $\Delta \Psi_w$ を維持できる。耐乾性の低いフサザクラの場合、 Ψ_{wilp} が高く、比較的高い Ψ_{wleaf} で Ψ_p を失うので (図-5)、土壌の乾燥に対して、正の $\Delta \Psi_w$ を維持することが困難である。

Ψ_{wilp} は、主として十分吸水したときの浸透ポテンシャル (Ψ_{ssat}) によって左右される。 Ψ_{ssat} はまた、気孔が閉じかけているときの Ψ_{wleaf} の値とも密接に関連しているという (Lakso 1983)。したがって、 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wilp} などの値は、植物の乾燥抵抗性を知る上で重要な指標となる。

植物の水分状態から植物体の受けている水ストレスを評価し、環境に対する耐性や適応性を評価するには、RWC、 Ψ_s 、 Ψ_p 、 Ψ_w などのパラメータとその相互の関係を把握し、 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} や膨圧を失うときの相対含水率（RWC^{tlp}）他の水分特性を明らかにする必要がある。II章では、プレッシャーチャンバーを用いたP-V曲線法により、これらが比較的簡便に測定でき、枝葉の水分特性の評価に有効であることを明らかにした。比較のため、表5に、P-V曲線法による Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} 、RWC^{tlp}の測定例を示す。

RWC^{tlp}は、ヒノキ（水永1986）を除けば0.67~0.87で、乾燥抵抗性との関連はみられない（表-5）。今回測定した種でも、ヒノキがやや低かった他はおよそ0.7~0.9で、測定時期による変動もあり、種間差やクローン間差は明かではなかった（図-7、8、19、28）。RWC^{tlp}が低い場合、より低い含水率まで Ψ_p を維持できる。しかし反面、含水率の低下に対する Ψ_w の低下が遅れるので、吸水能は低く、水分の量的な脱水が大きくなる。したがって、乾燥抵抗性を論議する場合、RWC^{tlp}の値だけでなく、 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} もあわせて比較する必要がある。

本研究で得られた Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は、いずれの樹種も、展開後間もない新葉で高かった（図-9、10、11、20）。これは、これまで多くの樹種で得られた結果（Roberts & Knoerr 1977、Tyree et al. 1978、Roberts et al. 1980、Zur et al. 1981、丸山・森川 1983、Salleo 1983、Ritchie & Shula 1984、Doi et al. 1986、水永 1986、1988、Rascio et al. 1988）と一致する。とくに、ミズナラ、ダケカンバ、クヌギ、コナラの落葉広葉樹では、ウラジロモミ、ヒノキ、サワラ、スギの常緑針葉樹と比べて新葉のこれらの値は著しく高く、展開後間もない時期の落葉広葉樹では、水ストレスを受ける可能性が高いと考えられる。

新葉展開後、 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は葉の成熟にともなって低下し、乾燥抵抗性は高まったが、その過程は種によって異なっていた。すなわち、常緑針葉樹は落葉広葉樹と比べて Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} の低下は緩やかで、ヒノキ、サワラ、スギでは冬季まで低下が続いたが、それ以外の種では低下は3~4週間で停止した。広葉樹やモミ、トウヒなどの冬芽を形成する針葉樹では、単葉の成長は短期間の細胞の分裂、拡大で終了し、その後成熟過程を経て安定状態にいたる。これに対し、スギ、ヒノキなどの冬

表-5 P-V曲線法による水分特性の測定例
Water relation parameters obtained by the pressure-volume technique

		Ψ_{ssat} -MPa	Ψ_{wtlp} -MPa	RWC ^{tlp}	
<i>Abies amabilis</i>	new	1.5	2.2	0.87	after Teskey et al. 1984
	old	1.6	2.5	0.80	"
	1-yr old	1.73	2.33	0.85	Teskey 1982
<i>Cryptomeria japonica</i>	upper	1.49	2.05	0.76	矢幡 1978
	Aug 25	1.76	2.12	0.86	Doi et al. 1986
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	August	1.5	2.0-2.5	0.6-0.7	水永 1986 をもとに
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	August	2.5	3.5		after Ritchie & Shula 1984
<i>Picea abies</i>	mature	1.88	2.22		Tyree et al. 1978
<i>Quercus alba</i>	mean of	1.97	2.64	0.75	Parker et al. 1982
<i>Q. rubra</i>	mature	1.76	2.62	0.67	"
<i>Carya tomentosa</i>	leaves	1.51	2.16	0.70	"
<i>Eucalyptus behriana</i>	mean of	2.80	3.79	0.80	Myers & Neales 1984
<i>E. microcarpa</i>	3 years	2.72	3.68	0.79	"
<i>Cornus florida</i>	June	1.48	2.00	0.75	Roberts & Knoerr 1980
	September	1.91	2.36	0.82	"
<i>Acer rubrum</i>	September	1.59	2.23	0.73	"
	October	1.75	2.31	0.83	"
<i>Liriodendron tulipifera</i>	September	1.49	2.08	0.81	"
	October	1.70	2.25	0.77	"
<i>Ilex opaca</i>	June	1.53	1.96	0.81	"
	October	1.98	2.46	0.86	"
<i>Liquidambar styraciflua</i>	September	1.63	2.08	0.81	"
	October	1.88	2.59	0.78	"
<i>Acer saccharum</i>	August	1.4-1.6	1.7-2.0		Tyree et al. 1978
<i>Populus spp</i>	mature	1.12-1.88	1.52-2.38		"
<i>Morisonia americana</i>	mean of	3.28	4.08		Sobrado 1986
<i>Humboldtia arborea</i>	three	1.97	2.46		"
<i>Lonchocarpus dipteroneurus</i>	observations	1.84	2.32		"

芽を形成しない針葉樹では、葉の成長は結晶が成長するように長期間継続しており、成熟過程もこれと並行して続いている。 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} の変化の違いは、こうした成長特性の違いを反映したものと考えられる。

Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は、*Populus* spp.のそれぞれ-1.12、-1.52MPaから*Morisonia americana* (熱帯産広葉樹)のそれぞれ-3.28、-4.08MPaまでさまざま、同じ種でも葉齢や時期によって違いがみられる(表-5)。この中から数種と、今回測定した樹種の夏季の成熟葉について、 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} の値から乾燥耐性、抵抗性の比較を試みた(図-33)。今回測定した樹種では、夏期の成熟葉の Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} はダケカンバのそれぞれ-1.42、-1.75MPaからクヌギのそれぞれ-1.89、-2.30MPaの範囲にあった。これを樹種間で比べた場合、ダケカンバがやや高く、クヌギがやや低かった他は、大きな違いはなかった。ヒノキとサワラでは、一般的にヒノキの乾燥抵抗性が大きいと考えられているが、 Ψ_{ssat} は逆にヒノキが高く、 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} からは乾燥抵抗性の違いは認められなかった。

また、今回測定した樹種の Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は表5の樹種と比べてやや高い範囲にあり(図-33)、最も低かった冬季の南沢サンプルでも、夏の*Pseudotsuga menziesii*とほぼ同じであった。したがって、日本産樹種の乾燥抵抗性は比較的低いといえそうである。

Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は、環境条件の前歴によっても変化するという。すなわち、乾燥や塩類などのストレスの前歴によって Ψ_{ssat} が低下し、それにもなって Ψ_{wtlp} が低下することで、 Ψ_p の維持に有利な水分特性を獲得する(Turner et al. 1978 他多数)。この反応は可逆的で、乾燥条件によって Ψ_{ssat} が低下した個体に再給水して湿潤条件を与えると、 Ψ_{ssat} は上昇する(Wilson et al. 1980, Ford & Wilson 1981, Kikuta & Richter 1986)。 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は、0度以下の低温によっても急速に低下する(O'Neil 1983b)。これも、細胞外凍結による脱水が引き起こす、初冬の凍害に対する適応と考えられる(丸山・森川 1988)。

こうした変化は浸透調節(osmotic adjustment, Hsiao et al. 1976)と呼ばれる一種の適応現象で、溶質の蓄積・転流、組成の変化や溶媒量の減少などによっておこる(Jones et al. 1980, Ackerson & Herbert 1981b, Ford & Wilson 1981, Timpa et al. 1986

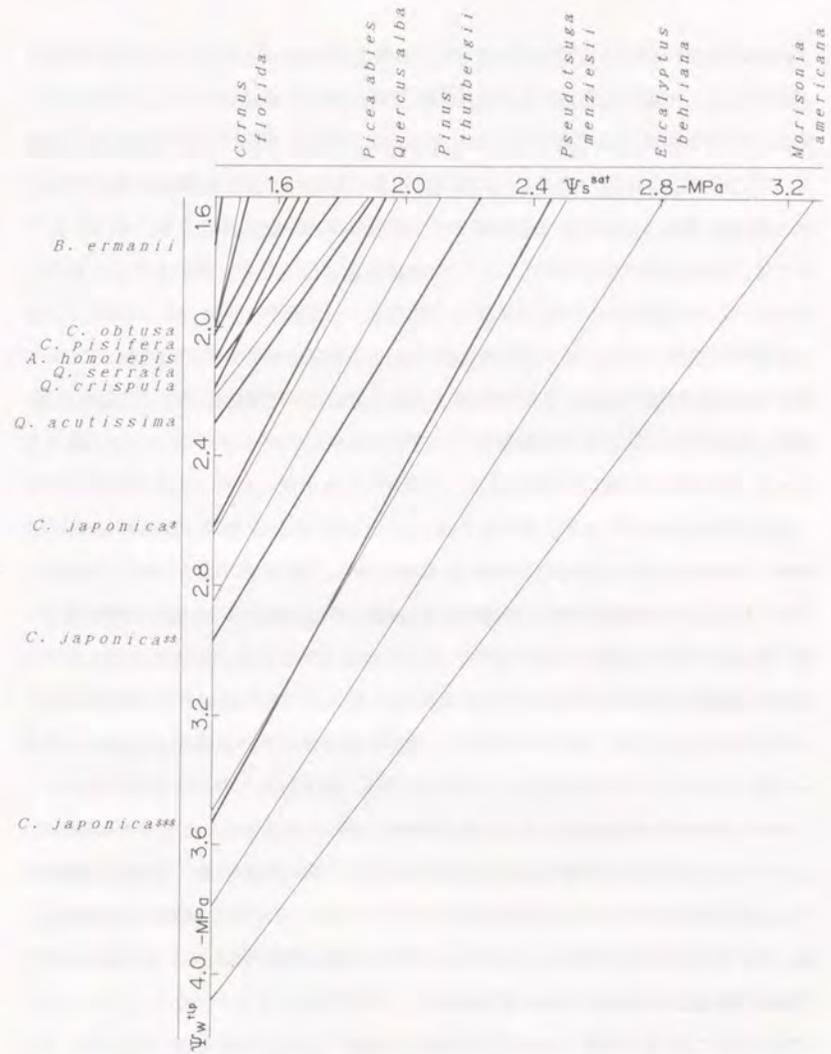


図-33 本研究で測定した樹種の成熟葉と、数種の樹種(表5より)の、膨圧を失うときの水ポテンシャル(Ψ_{wtlp})と十分吸水したときの浸透ポテンシャル(Ψ_{ssat})

Water potential at turgor loss(Ψ_{wtlp}) and osmotic potential at full turgor(Ψ_{ssat}) in mature leaves measured in this study and in leaves of several tree species(after Tab. 5)

- **, **: それぞれ耐凍性の低いクローンと高いクローン(12月の平均)
- ***: 南沢サンプル(上, 2月18日)
- *, **: freezing intolerant and tolerant clones, respectively(mean in December)
- ***: Sambu(upper, Feb 18)

、Premachandra 1989)。今回の測定でも、無降水日が続いた後のコナラの Ψ_{ssat} に低下がみられた(図-10)。また、湿潤な天候が続いた後のミズナラ、ダケカンバでは、 Ψ_{ssat} が一時的に上昇した(図-9)。スギでは、南沢サンブ、郷台地スギとも、重力ポテンシャルの差により常時乾燥状態におかれている梢端部の葉の Ψ_{ssat} が、樹冠最下部のそれと比べて低かった(図-20)。また、ヒノキ、サワラ、スギでは、最低気温が0度以下になると Ψ_{ssat} は急速に低下した(図-11、28)。しかし、こうした変化は一定ではない。例えば、ミズナラ、ダケカンバと同じ立地に生育するウラジロモミヤ、コナラと同じ立地に生育するクヌギの場合は、こうした変化は明かではなかった。またスギではクローンによって反応は異なり、耐凍性の高いクローンでは、気温の低下に対して急速に Ψ_{ssat} を下げることで、水ストレスによる凍害を回避していた。

水ストレスに対する浸透調節の違いは、種(Hinckley et al. 1983, Jane & Green 1983, Sobrado & Turner 1983, Parsons & Howe 1984, Myers & Neales 1986, Turner 1986, Livingston & black 1987, Funjul & Barradas 1987, Jensen & Henson 1990)や品種(Thomas 1987, Rascio et al. 1988)によって認められており、乾燥抵抗性の種間・品種間の差異を左右する要因の一つと考えられている。スギでみられた低温に対する Ψ_{ssat} の変化のクローンによる違いも、初冬の耐凍性の違いを反映したものと考えられる。

Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} は乾燥抵抗性を左右する重要な要因であるが、本研究でも明らかにしたように、環境条件の前歴による変動が大きく、断片的な Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} の比較から乾燥抵抗性を論議するには限界がある。 Ψ_{ssat} 、 Ψ_{wtlp} の変動の幅は水分環境適応性の幅を示していると考えられるので、これらの値と変動の幅から、水分環境に対する反応を総合的に検討する必要がある。

Ψ_{ssat} は、(15)式から飽水時の生細胞内液量(V_o)とそれに溶け込んでいる溶質osmole数(N_s)で決まる。単位葉乾重当たりで調べた場合のこれらの値($V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$)は新葉で高く、成熟にともなって低下した(図-12、13、14、21)。展開後間もない葉では、細胞壁が未発達で、葉の全重量に占める乾重部分の割合が小さい。その結果、水分量の割合が相対的に大きくなる。その後の

成熟過程では、2次細胞壁が発達するので、乾重部分の全重量に占める割合が増大する。南沢サンブ、郷台地スギでも、絶乾時の見かけの比重は梢端部、最下部とも新葉で低く、徐々に上昇を続けた(図-24)。乾重を基準にした場合の生細胞内液量や溶質osmole数の値($V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$)が新葉で高く、成熟にともなって低下するのは、こうした細胞壁の発達による乾重部分の重量の、葉重全体に占める割合の変化を反映したものと考えられる。

$V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$ の変化からみれば、成長過程での Ψ_{ssat} の低下は、両者の低下の割合が異なるためと考えられる(丸山・森川 1984)。しかし、乾重のかわりに葉の体積を基準にした場合、生細胞内液量($V_o V^{-1}$)はやはり成熟過程で低下するが、溶質osmole数($N_s V^{-1}$)は逆にやや上昇する傾向があった(図-25)。細胞壁の発達による乾重部分の変化を考えた場合、成熟過程での Ψ_{ssat} の低下は、 $V_o DW^{-1}$ 、 $N_s DW^{-1}$ の低下の割合の違いではなく、溶媒(V_o)の減少と溶質(N_s)の蓄積の2つの過程によって起こるものとみるのが妥当と考えられる。

浸透調節(osmotic adjustment)は通常、環境前歴に対する溶質量の変化によって起こるといふ。たとえば、cotton(Timpa et al. 1986)では、乾燥に対して葉乾重当たりの溶質量の増加が認められる。カンキツ類では、11月から1月に土壌乾燥処理を与えた場合、溶質量が増加し、耐寒性が増大する(山田他 1987)。また、低温下におかれた細胞や冬季の細胞では、溶質量が増加して浸透ポテンシャルは低下する(O'Neil 1983b, Pollock & Lloyd 1987, Rada et al. 1985)。しかし葉乾重を基準にして比較した場合、環境前歴に対する浸透ポテンシャルの変動は、溶質量だけでなく、溶媒量の変動も伴うことが多い(Wilson et al. 1980, Sobrado & Turner 1983, Myers & Neales 1986, Thomas 1987)。冬季の細胞では、溶質量の増大だけでなく、含水量の低下も認められる(酒井 1982)。これらは、葉細胞の体積の縮小(Cutler et al. 1977)や、細胞壁の肥厚(Wilson et al. 1980)により、葉の全重量に占める乾重部分の割合が変化したためと考えられる。同じ個体でも、南沢サンブ、郷台地スギの梢端部の葉では、空隙の発達が抑制され(図-23)、飽水時、絶乾時の見かけの比重は大きかった(図-24)。これらのことは、梢端部の葉は最下部と比べ、体積が小さく厚い細胞壁を持つことを示しており、重力ポテンシャルの差から生じ

る水ストレスの影響を反映した結果と考えられる。

今回測定した樹種でも、葉乾重を基準にした場合、浸透調節の要因は溶媒量と溶質量の両者の変動（湿潤に対するミズナラ、ダケカンバ、低温に対するスギ）、溶媒量の変動（乾燥に対するコナラ、低温に対するヒノキ）によるものであった。これらのことから、浸透ポテンシャルを左右する溶質・溶媒量の変動を比較する場合、葉の乾重、体積など、基準とするものについて注意する必要があると考えられる。

展開後間もない新葉では、2次細胞壁が未発達で、細胞壁が薄く柔軟性に富んでおり、体積弾性係数（ ϵ ）は低い（Tyree et al. 1978、丸山・森川 1984、Ritchie & Shula 1984）。しかし、新葉での細胞の吸水・体積増による拡大成長は、細胞の不可逆的膨張、すなわち細胞壁の可塑性によるものであって、 ϵ が低い、すなわち細胞壁が弾性に富むことは、必ずしも細胞の成長に有利には結びつかない（Tyree et al. 1978）。ウラジロモミでは新葉のVoDWは高く、細胞壁は薄いと考えられるが、 ϵ_{max} は逆に成熟葉と比べて著しく高かった（図-15）。細胞壁が薄く、かつ弾性に乏しいことは、ウラジロモミでは吸水による細胞の体積増が可塑的膨張によるものが大きく、拡大成長に寄与していると考えられる。

ϵ_{max} は乾燥条件に対し、低下する場合（Joly & Zaerr 1987、Jensen & Henson 1990）、違いがみられない場合（Rascio et al. 1988）、上昇する場合（Wilson & Ludlow 1983、Thomas 1987）があり、一定の傾向は見られない。乾燥に対する ϵ_{max} の上昇は、細胞壁の肥厚によるものと考えられているが（Wilson et al. 1980）、スギでは逆に、厚い細胞壁を持つと考えられる上部の葉の ϵ_{max} が小さい値を示すという（矢幡 1978、丸山他 1989）。今回の南沢サンブ、郷台地スギの場合も、梢端部の葉は最下部と比べて厚い細胞壁を持つと考えられるが、 ϵ_{max} は上下で差はなかった（図-22）。

ϵ_{max} が高いことは、細胞壁が可塑性に富み、物理的強度が大きいことを示している。耐凍性の高いスギクローンでは、初冬の ϵ_{max} は耐凍性の低いクローンと比べて高かった（表-4）。冬季の細胞の特徴として、細胞壁が可塑性に富み、強度の脱水や機械的ストレスに対して高い耐性を持つことがあげられる（酒井 1982）。

越冬期のニオイヒバでは、低温に対して、浸透調節と合わせて ϵ_{max} の上昇による適応も見られる（池田 1990）。ここでえられた ϵ_{max} のクローンによる違いも、耐凍性の差異と関連があると考えられる。これらのことは、 ϵ が耐凍性の指標として評価できることを示している。

ϵ_{max} が高いことは、含水量の低下に対して Ψ_p が急速に低下することを意味している。したがって、 Ψ_w も急速に低下し、土壌の水ポテンシャル（ Ψ_{wsoil} ）との差（ $\Delta\Psi_w = \Psi_{wsoil} - \Psi_{wleaf}$ ）が上昇して吸水能が高まる結果、細胞の脱水は回避される（Wilson & Ludlow 1983）。一方、逆に ϵ_{max} が低い場合、含水量の低下に対する Ψ_p の低下は小さく、より低い含水率まで Ψ_p を維持できる（Jensen & Henson 1990）。クロマツでは、 ϵ_{max} は高く、急速な Ψ_w の低下による高い吸水能が、低い Ψ_{wlp} と合わせて耐乾性に寄与していると考えられている（丸山・森川 1983）。今回のヒノキとサワラでは、 ϵ_{max} はヒノキが低く、サワラと比べてより低い含水率まで Ψ_p を維持できる。また、同じ Ψ_{ssat} に対する Ψ_{wlp} は、ヒノキが低い。これらの要因が、両種の耐乾性の違いに寄与していると考えられる。しかし、いずれの場合も、 Ψ_{wlp} が低いことが前提であり、 ϵ_{max} の大小のみから乾燥抵抗性や適応性を論議するには限界がある。

以上、葉の水分特性が樹種だけでなく、成長過程、季節、環境前歴によって変化すること、同じ個体でも、部位によって水分特性、形態の特徴が異なることを明らかにした。樹高の高い樹木の場合、梢端部は常時乾燥状態におかれることになる。スギは加えて土壌から葉までの水移動に対する抵抗も大きく、水ストレスを受けやすいが、乾燥に強い形態と膨圧の維持に有利な水分特性を獲得することで、その不利を克服していた。こうした適応は、樹木が大きく、高く育つことの重要な要因となっている。

初冬に乾燥抵抗性が高まるのは耐凍性の獲得でもあり、常緑針葉樹では、 Ψ_p の維持に有利な性質を獲得することで、水ストレスによる凍害を回避していた。冬季に急速に乾燥抵抗性を獲得できることが、スギが冷温帯まで分布できる要因の一つとなっていると考えられる。またスギ耐凍性クローンの水分特性の比較から、 Ψ_{ssat} 、

Ψ_{wt1p} 、 ϵ_{max} などの水分特性のパラメータによって、凍害に対する耐性も比較し得ることが判った。

一方で、浸透調節、体積弾性係数 (ϵ_{max}) など、乾燥に対する適応性を知る上で重要と考えられている事項の評価には、やや問題を残した。今後は、これらの問題の解明に向けて、さらに多くの知見を蓄積することが必要と考える。

VI. 謝辞

この研究を進めるに当たり、林業試験場（現：森林総合研究所）の井上敏雄造林第一研究室長（現：森林総合研究所企画調整部長）のご懇篤なご指導をいただいた。また、森林総合研究所の森川 靖環境生理研究室長（現：早稲田大学教授）には、研究の計画からとりまとめにいたるまで、終始ご懇切なご指導と励ましのお言葉を賜った。ここに心から感謝の意を表する。

茨城県農林水産部の堀内孝雄氏（現：茨城県森林組合連合会）、茨城県林業試験場の金川 侃氏（現：茨城県治山林道協会）と細貝 浩氏（現：茨城県南地方総合事務所）、ならびに東京大学農学部附属千葉演習林の職員各位には、測定材料の採集に当たって便宜をはかっていただいた。これらの方々に厚くお礼を申し上げる。

引用文献

- ACKERSON, R.C. & HEBERT, R.R.: Osmoregulation in cotton in response to water stress I. Alterations in photosynthesis, leaf conductance, translocation, and ultrastructure. *Plant Physiol.* 67: 484-488, 1981a
- & —————: Osmoregulation in cotton in response to water stress II. Leaf carbohydrate status in relation to osmotic adjustment. *Plant Physiol.* 67: 489-493, 1981b
- BOWMAN, W.D. & ROBERTS, S.W.: Seasonal and diurnal water relations adjustments in three evergreen chaparral shrubs. *Ecology* 66: 738-742, 1985
- BOYER, J.S.: Relationships of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.* 43: 1056-1062, 1968
- : Recovery of photosynthesis in sunflower after a period of low leaf water potential. *Plant Physiol.* 47: 816-820, 1971
- BUXTON, G.F., CYR, D.R., & DUMBROFF, E.B.: Physiological responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Can. J. Bot.* 63: 1171-1176, 1984
- CHEUNG, Y.N.S., TYREE, M.T., & DAINITY, J.: Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Can. J. Bot.* 53: 1342-1346, 1975
- , —————, & —————: Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and

- other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. *Can. J. Bot.* 54: 758-765, 1976
- CUTLER, J.M., RAINS, D.W., & LOOMIS, R.S.: The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiol. Plant.* 40: 255-260, 1977
- DAVIES, F.S. & LAKSO, A.N.: Diurnal and seasonal changes in leaf water potential components and elastic properties in response to water stress in apple trees. *Physiol. Plant.* 46: 109-114, 1979
- DAVIS, S.D. & MOONEY, H.A.: Tissue water relations of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia* 70: 527-535, 1986
- 土井恭次: スギの冬期乾燥害. 東京大学学位論文第6758号, 1~130頁, 1984
- DOI, K., MORIKAWA, Y., & HINCKLEY, T.M.: Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria Japonica* seedlings. *Can. J. For. Res.* 16: 74-77, 1986
- DRAKE, B.G. & GALLAGHER, J.L.: Osmotic potential and turgor maintenance in *Spartina alterniflora* Loisel. *Oecologia* 62: 368-375, 1984
- FORD, C.W. & WILSON, J.R.: Changes in levels of solute during osmotic adjustment to water stress in leaves of four tropical pasture species. *Aust. J. Plant Physiol.* 8: 77-91, 1981
- FUNJUL, L. & BARRADAS, V.L.: Diurnal and seasonal variation in the water relations of some deciduous and evergreen trees of a deciduous dry forest of the western coast of Mexico. *J. Appl. Ecol.* 24: 289-303, 1987
- & ROSHER, P.H.: Effects of water stress on internal water relations of apple leaves. *Physiol. Plant.* 62: 321-

- 328, 1984
- GARDNER, W.R. & EHLIG, C.F.: Impedance to water movement in soil and plant. *Science* 138: 522-523, 1962
- HELLKVIST, J., RICHARDS, G.P., & JARVIS, P.G.: Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *J. Appl. Ecol.* 11: 637-667, 1974
- HINCKLEY, T.M., LASSOIE, J.P., & RUNNING, S.W.: Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *Forest Sci. Monogr.* 20: 1-72, 1978
- , DUHME, F., HINKLEY, A.R., & RICHTER, H.: Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant, Cell Environ.* 3: 131-140, 1980
- , —————, —————, & —————: Drought relations of shrub species: assessment of the mechanisms of drought resistance. *Oecologia* 59: 344-350, 1983
- 堀内孝雄: スギ幼齢木の幹の凍害と防除に関する研究. *茨城林試研報* 10: 1-59, 1976
- ・酒井 昭: スギの耐凍性変動におよぼす温度の影響. *日林誌* 55: 46-51, 1973
- HSIAO, T.C.: Rapid changes in levels of polyribosomes in *Zea Mays* in response to water stress. *Plant Physiol.* 46: 281-285, 1970
- : Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570, 1973
- , ACEVEDO, E., FERERES, E., & HENDRSON, D.W.: Stress metabolism: water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 273: 479-500, 1976

- IKE, I.F. & THURTELL, G.W.: Osmotic adjustment in indoor grown cassava in response to water stress. *Physiol. Plant.* 52: 257-262, 1981
- 池田武文・紺野康夫: 北海道の厳冬期におけるニオイヒバの葉の水分特性と生育環境の関係. *日林誌* 72: 154-157, 1990
- JANE, G.T. & GREEN, T.G.A.: Utilisation of pressure-volume techniques and non-linear least squares analysis to investigate site induced stresses in evergreen trees. *Oecologia* 57: 380-390, 1983
- JENSEN, C.R.: Influence of soil water stress on wilting and water relations of differently osmotically adjusted wheat plants. *New Phytol.* 89: 15-24, 1981
- & HENSON, I.E.: Leaf water relations characteristics of *Lupinus angustifolius* and *L. cosentinii*. *Oecologia* 82: 114-121, 1990
- JOLY, R.J. & ZAERR, J.B.: Alteration of cell-wall water content and elasticity in Douglas-fir during periods of water deficit. *Plant Physiol.* 83: 418-422, 1987
- JONES, M.M., OSMOND, C.B., & TURNER, N.C.: Accumulation of solutes in leaves of sorghum and sunflower in response to water deficits. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 193-205, 1980
- & TURNER, N.C.: Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* 61: 122-126, 1978
- KIKUTA, S.B. & RICHTER, H.: Graphical evaluation and partitioning of turgor responses to drought in leaves of durum wheat. *Planta* 168: 36-42, 1986
- KNIPLING, E.B.: Measurement of leaf water potential by the dye

- method. Ecology 48: 1038-1041, 1967
- KOZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J., & PALLARDY, S.G.: The physiological Ecology of Woody Plants. pp247-302, Academic Press, New York 1991
- KRAMER, P.J. & KOZLOWSKI, T.T.: Physiology of woody plants. pp462-465, Academic Press, New York 1979
- LAKSO, A.N.: Morphological and physiological adaptations for maintaining photosynthesis under water stress in apple trees. In "Effects of stress on photosynthesis (MARCELLE, R., CLLIJSTERS, H., & POUCKE, VAN M., eds.)" pp85-93. Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers, Hague, 1983
- LIVINGSTON, N.J. & BLACK, T.A.: Water stress and survival of three species of conifer seedlings planted on a high elevation south-facing clear-cut. Can. J. For. Res. 17: 1115-1123, 1987
- 前田禎三: スギ分布と資源. 「スギのすべて (坂口勝美監修)」, pp8-27, 全国林業改良普及協会、東京 1983
- MARKHART, A.H.III, SIONIT, N., & SIEDOW, J.N.: Cell wall water dilution: an explanation of apparent negative turgor potentials. Can. J. Bot. 59: 1722-1725, 1981
- 丸山 温・森川 靖: 葉の水分特性の測定 - P-V曲線法 -. 日林誌 65: 23-28, 1983
- : ミスナラ, ダケカンバ, ウラジロモミの葉の水分特性の季節変化. 日林誌 66: 499-505, 1984
- : 細貝 浩・金川 侃・堀内孝雄: 初冬におけるスギ耐凍性選抜木の葉の水分特性. 日林誌 70: 518-524, 1988
- : スギの耐凍性の早期検定法の開発. 林木の育種 151: 1-4, 1989

- 丸山 温・太田敬之・正木 隆・丹下 健・松本陽介: スギ樹冠上部の葉の水分特性. 林木の成長機構 3: 19-25, 1989
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖: スギの水分生理特性と関東平野における近年の気象変動-樹木の衰退現象に関連して-. 森林立地 34: 2-13, 1992
- 水永博己: 受蝕土壌条件下におけるヒノキの葉の水分特性と水分状態. 日林誌68: 454-461, 1986
- : P-V曲線法を用いたヒノキの耐乾性検定. 日林誌70:362-366, 1988
- MORIKAWA, Y.: Daily transpiration of a 14-year-old *Chamaecyparis obtusa* stand. J. Jpn. For. Soc. 53: 337-339, 1971
- 森川 靖・丸山 温: 成長と水. 「樹木の成長と環境 (畑野健一・佐々木恵彦編著)」, pp297-330, 養賢堂、東京 1987
- MYERS, B.A. & NEALES, T.F.: Osmotic adjustment, induced by drought, in seedlings of three Eucalyptus species. Aust. J. Plant Physiol. 13: 597-603, 1986
- MYERS, B.J., ROBICHAUX, R.H., UNWIN, G.L., & CRAIG, I.E.: Leaf water relations and anatomy of a tropical rainforest tree species vary with crown position. Oecologia 74: 81-85, 1987
- 中野準三・樋口隆昌・住本昌之・石津 敦: 木材化学. pp428, ユニ出版、東京 1983
- NEUFELD, H.S. and TESKEY, R.O.: Variation in the amount of foliage on woody shoots and its effects on water relations parameters derived from pressure-volume curves. Can. J. For. Res. 16: 239-243, 1986
- NILSEN, E.T., SHARIFI, M.R., RUNDEL, P.W., JARRELL, W.M., & VIRGINIA, R.A.: Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (honey mesquite) in the Sonoran Desert of California. Ecology 64: 1381-1393, 1983

- O'NEIL S.D.:Role of osmotic potential gradients during water stress and leaf senescence in *Fragaria virginiana*. Plant Physiol. 72:931-937, 1983a
- :Osmotic adjustment and the development of freezing resistance in *Fragaria virginiana*. Plant Physiol. 72: 938-944, 1983b
- PARKER, W.C. & PALLARDY, S.G.:The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. J. Exp. Bot. 38: 535-549, 1987
- & ————— :Leaf and root osmotic adjustment in drought-stressed *Quercus alba*, *Q. macrocarpa*, and *Q. stellata* seedlings. Can. J. For. Res. 18: 1-5, 1988a
- & ————— :Pressure-volume analysis of leaves of *Robinia pseudoacacia* L. with the sap expression and free transpiration methods. Can. J. For. Res. 18: 1211-1213, 1988b
- , PALLARDY, S.G., HINCKLEY, T.M., & TESKEY, R.O.: Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus-Carya* forest type. Ecology 63 (5): 1259-1267, 1982
- PARSONS, L.R. and HOWE, T.K.:Effects of water stress on the water relations of *Phaseolus vulgaris* and drought resistant *Phaseolus acutifolius*. Physiol. Plant. 60: 197-202, 1984
- POLLOCK, C.J. and LLOYD, E.J.:The effect of low temperature upon starch, sucrose and fructan synthesis in leaves. Ann. Bot. 60: 231-235, 1987
- PREMACHANDRA, G.S., SANEOKA, H., KANAYA, M., & OGATA, S.: Responses of relative growth rate, water relations and

- solute accumulation to increasing water deficits in maize. J. Plant Physiol. 135: 257-260, 1989
- RADA, F., GOLDSTEIN, G., AZOCAR, A., and MEINZER, F.:Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. J. Exp. Bot. 36: 989-1000, 1985
- RASCIO, A., CEDOLA, M.C., SORRENTINO, G., PASTORE, D., & WITTMER, G.:Pressure-volume curves and drought resistance in two wheat genotypes. Physiol. Plant. 73: 122-127, 1988
- RICHARDS, L.A. & OGATA, G.:Thermocouple for vapour pressure measurement in biological and soil systems at high humidity. Science 128: 1089-1090, 1958
- RICHTER, H.:Water relations of single drying leaves: Evaluation with a dewpoint hygrometer. J. Exp. Bot. 29: 277-280, 1978a
- :A diagram for the description of water relations in plant cells and organs. J. Exp. Bot. 29: 1197-1203, 1978b
- , DUHME, F., GLATZEL, G., HINCKLEY, T.M., & KARLIC, H.:Some limitations and applications of the pressure-volume curve technique in ecophysiological research. In "Plants and their atmospheric environment"(GRACE, J., FORD, E.D., & JARVIS, P.G., eds.), pp263-372, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1980
- RITCHIE, G.A. & SHULA, R.G.:Seasonal changes of tissue-water relations in shoots and root systems of Douglas-fir seedlings. Forest Sci. 30: 538-548, 1984
- ROBERTS, S.W. & KNOERR, K.R.:Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. Oecologia 28: 191-202, 1977
- , STRAIN, B.R., & KNOERR, K.R.:Seasonal patterns of

- leaf water relations in four co-occurring forest tree species: parameters from pressure-volume curves. *Oecologia* 46: 330-337, 1980
- ROBERTS, S.W., STRAIN, B.R., & KNOERR, K.R.: Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. *Physiol. Plant.* 52: 245-250, 1981
- 酒井 昭: 植物の耐凍性と寒冷適応—冬の生理・生態学— 469pp, 学会出版センター, 東京 1982
- SALLEO, S.: Water relations parameters of two Sicilian species of *Senecio* (groundsel) measured by the pressure bomb technique. *New Phytol.* 95: 179-188, 1983
- SCHOLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., HEMMINGSEN, E.A., & BRADSTREET, E.D.: Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 52: 119-125, 1964
- , —————, BRADSTREET, E.D., & HEMMINGSEN, E.A.: Sap pressure in vascular plants. *Science* 148: 339-346, 1965
- SHULTE, P.J. & HINCKLEY, T.M.: A comparison of pressure-volume curve data analysis technique. *J. Exp. Bot.* 36: 1590-1602, 1985
- SINCLAIR, R. & VENABLES, W.N.: An alternative method for analysing pressure-volume curves produced with the pressure chamber. *Plant, Cell and Environment* 6: 211-217, 1983
- SOBRADO, M.A.: Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416, 1986
- SOBRADO, M.A. & TURNER, N.C.: A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits. *Oecologia* 58: 309-313, 1983
- TESKEY, R.O.: Acclimation of *Abies amabilis* to water stress and temperature stress in a natural environment. Ph. D. Thesis. College of Forest Resources, University of Washington. pp135, 1982
- , GRIER, C.C., and HINCKLEY, T.M.: Change in photosynthesis and water relations with age and season in *Abies amabilis*. *Can. J. For. Res.* 14: 77-84, 1984
- TIMPA, J.D., BURKE, J.J., QUISENBERRY, J.E., & WENDT, C.W.: Effects of water stress on the organic acid and carbohydrate compositions of cotton plants. *Plant Physiol.* 82: 724-728, 1986
- THOMAS, H.: Physiological responses to drought of *Lolium perenne* L.: Measurement of, and genetic variation in, water potential, solute potential, elasticity and cell hydration. *J. Exp. Bot.* 38: 115-125, 1987
- TURNER, N.C.: Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 175-190, 1986
- : Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant & Soil* 58: 339-366, 1981
- , BEGG, J.E., & TONNET, M.L.: Osmotic adjustment of sorghum and sunflower crops in response to water deficits and its influence on the water potential at which stomata close. *Aust. J. Plant Physiol.* 5: 597-608, 1978

TYREE, M.T.:The relationship between the bulk modulus of elasticity of a complex tissue and the mean modulus of its cells. *Ann. Bot.* 47:547-559, 1981

—————, CHEUNG, Y.N.S., MACGREGOR, M.E. & TALBOT, A.J.B.: The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Can. J. Bot.* 56: 635-647, 1978

————— & HAMMEL, H.T.:The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282, 1972

————— & RICHTER, H.:Alternative methods of analysing water potential isotherms:Some cautions and clarifications I. The impact of non-ideality and of some experimental errors. *J. Exp. Bot.* 32: 643-653, 1981

VIRGIN, H.I.:Chlorophyll formation and water deficit. *Physiol. Plant.* 18: 994-1000, 1965

WESTGATE, M.E. & BOYER, J.S.:Osmotic adjustment and the inhibition of leaf, root, stem and silk growth at low water potentials in maize. *Planta* 164: 540-549, 1985

WARREN-WILSON, J.:The components of leaf water potential I. Osmotic and matric potentials. *Aust. J. Biol. Sci.* 20: 329-347, 1967a

—————:The components of leaf water potential II. Pressure and water potential. *Aust. J. Biol.Sci.* 20: 349-357, 1967b

WILSON, J.R., FICHER, M.J., SCHULZE, E.-D., DOLBY, G.R., & LUDLOW, M.M.:Comparison between pressure-volume and dewpoint-hygrometry techniques for determining the water

relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia* 41:77-88, 1979

WILSON, J.R., & LUDLOW, M.M.:Time trends for change in osmotic adjustment and water relations of leaves of *Cenchrus ciliaris* during and after water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 10: 15-24, 1983

—————, —————, FISHER, M.J., & SCHULZE, E.-D.: Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Aust. J. Plant Physiol.* 7: 207-220, 1980

矢幡 久:スギ在来品種の水分特性 (I) プレッシャーチャンバーによる葉の水分特性の測定法の検討. *日林九支研論* 31: 115-116, 1978

山田 寿・向井啓雄・杉浦 明・苫井 孝:カンキツの耐寒性に及ぼす水ストレスの影響. *園学雑* 56: 273-279, 1987

YELENOSKY, G.:Water-stress-induced cold hardening of young citrus trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104: 270-273, 1979

ZABADAL, T.J.:A water potential threshold for the increase of abscisic acid in leaves. *Plant Physiol.* 53:125-127, 1974

ZAHNER, R. & DONNELLY, J.R.:Refining correlations of water deficits and radial growth in young red pine. *Ecology* 48: 525-530, 1967

ZIMMERMANN, M.H. & BROWN, C.L.:Trees -structure and function. pp199-200, Springer(Berlin and New York), 1971

ZUR, B., BOOTE, K.J., & JONES, J.W.:Changes in internal water relations and osmotic properties in maturing soybean plants. *J. Exp. Bot.* 32: 1181-1191, 1981

