

土壤の乾燥にともなう中国産ポプラ 3 種の光合成速度の変化

康 才明*・丹下 健*・小島克己*・
井出雄二**・佐々木恵彦*

Change in Photosynthetic Rate of Chinese Poplars During Dehydration of Soil

Jae-Myung KANG*, Takeshi TANGE*, Katsumi KOJIMA*,
Yuji IDE** and Satohiko SASAKI*

はじめに

近年、砂漠化の進行が大きな地球環境問題のひとつとして取り上げられており、各地で砂漠化防止や砂漠化した場所の緑化の取り組みが行われている。しかし、現在までのところ、砂漠化防止に成功した例は少ない(市川, 1988)。その一因として、乾燥条件に対して強い耐性を持つ植栽材料の不足があげられ、耐乾性を持つ植物の検索や育種が重要な課題となっている。

筆者らは、耐乾性遺伝子資源として、中国の半乾燥地域に生育するポプラ 3 種(毛白楊; *Populus tomentosa*, 毛新楊; *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa*, 胡楊; *P. euphratica*)に着目した。毛白楊は、*P. alba* と *P. davidiana* との自然交雑種であり、*P. alba* cv. *Pyramidalis* (新疆楊)は、*P. alba* と *P. nigra* との自然交雑種と言われている(渡邊, 1991)。*P. alba* は地中海周辺の乾燥地域が起源で、塩に対してある程度の耐性を持ち、また胡楊は西アジア、中央アジア、北アフリカに分布し、高温と塩に対して耐性を持つと言われている(FAO, 1979)。筆者らはこれまでに、植栽材料生産のための組織培養系の確立(Kang *et al.*, 1992)および試験管内培養シュートを対象とした高浸透圧、塩および高 pH のストレスに対する耐性の確認(康ら, 1993)を行ってきた。

本研究では、稚苗レベルでの耐乾性を明らかにするために、土壤の乾燥に伴う組織培養苗の光合成速度の変化を調べた。

材料と方法

1. 試験材料と試験区

中国産ポプラの毛白楊, 毛新楊, 胡楊と改良ポプラ FS-51 (*P. maximowiczii* × *P. plantierensis*)の 4 種の組織培養苗を材料に用いた。

これら 4 種のポプラについて、これまでに確立した組織培養系(Kang *et al.*, 1992; Ide *et al.*, 1994)を用いて、BAP 0.8 mg/l を添加した 1/2MS 培地 (MS 培地 (Murashige and Skoog, 1962)

* 東京大学農学部林学科

Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

** 東京大学農学部附属演習林研究部

Research Division of the University Forests, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

の重要無機成分濃度を半分にした培地)で、2ヵ月おきに継代培養した後、ホルモンプリーの1/2MS培地に移植し発根させた。この幼植物体を温度25°C、白色光(光合成有効光量子束密度: $220 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$)の16時間日長、湿度85~95%の培養器(CFH-300, トミー精工)で2ヵ月間順化させた後、1993年5月から屋外で3ヵ月間育てたものを供試苗とした。

これらの供試苗を、赤玉土を入れたワグネルポット(1/10000アール)に移植し、十分灌水した条件で1ヵ月半育成させた後、1993年9月25日から試験を開始した。試験区は、灌水せずに放置した乾燥区と、一日おきに夕方灌水した非乾燥区の2試験区とした。供試苗数は、1試験区、1樹種あたり5~6本とした。

試験開始後10日間は、屋外のビニールハウス内で、それ以後は室内で栽培した。室内での栽培条件は、14時間日長、光合成有効光量子束密度が約 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ 、空気温度が約25°C、相対湿度が約50~60%の条件であった。光源には陽光ランプ(D400, 東芝)を用いた。

2. 測定方法

(1) 成長

樹高を試験開始時、開始後15, 25, 30, 35日目に測定した。また、葉の展開数と落葉数を10日間隔で調べた。実験開始時の乾燥区および非乾燥区の供試苗の平均樹高はそれぞれ、胡楊が5.3, 4.1 cm, 毛白楊が8.0, 5.8 cm, 毛新楊が9.5, 9.3 cm, FS-51が6.5, 6.6 cmであった。

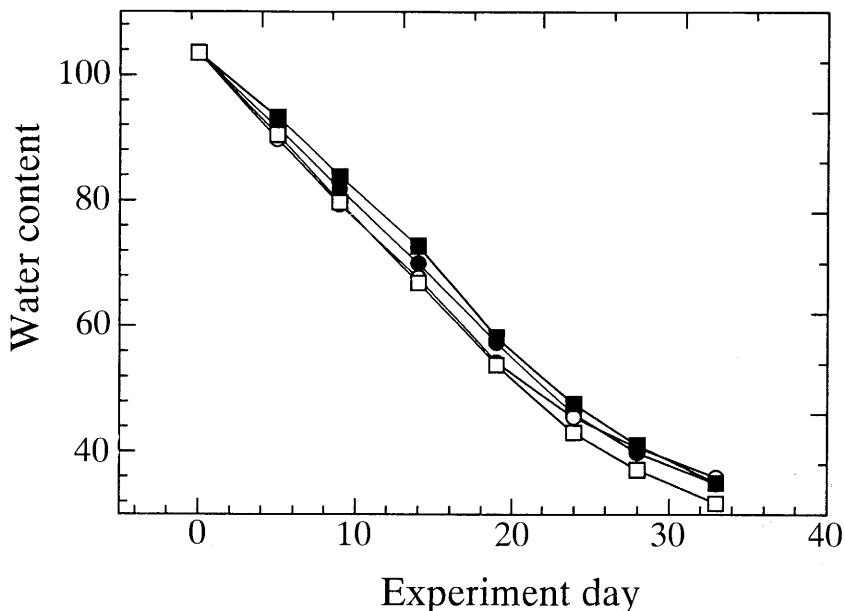


図-1 乾燥区における土壌含水率の経時変化。

Fig. 1. Changes in soil water contents at an irrigation plots.

- ; 毛白楊, ●; 毛新楊, ■; 胡楊, □; FS-51.
 ○; *Populus tomentosa*, ●; *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa*, ■; *P. euphratica* and □; *P. maximowiczii* × *P. plantierensis*.

(2) 光合成速度と蒸散速度

葉の光合成速度と蒸散速度を携帯式光合成測定装置 (SPB-H, 島津製作所) と拡散型ポロメーター (LI-1600, LI-COR) を用いてそれぞれ測定した。

先端から3~4番目の葉を供試葉とし, 人工光源下 ($500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$), 空気温度 25°C , 相対湿度 50~60% の条件に約1時間順化させた後, 測定した。これらの測定は原則として5日間隔で行った。

(3) 土壤の含水率と pF 値

試験開始後の土壤の含水率の変化をポット全体の重量変化から求めた。ここでは, 供試苗の重量変化は考慮しなかった。含水率は, 乾土あたりの水分量として表わした。栽培に用いた土壤を400 ml の採土円筒につめ, pF 1.3~3.0 は加圧板法により, pF 3.3~3.9 は遠心法により pF 値と含水率の関係 (寺沢, 1980) を調べた。

結果と考察

1. 土壤の乾燥に伴う着葉数の変化

実験期間内における, 各処理区の土壤含水率の変化を図-1 に示した。乾燥区での土壤乾燥経過には, 樹種による違いは小さかった。含水率と pF 値との関係から, 乾燥区における pF 値は, 実

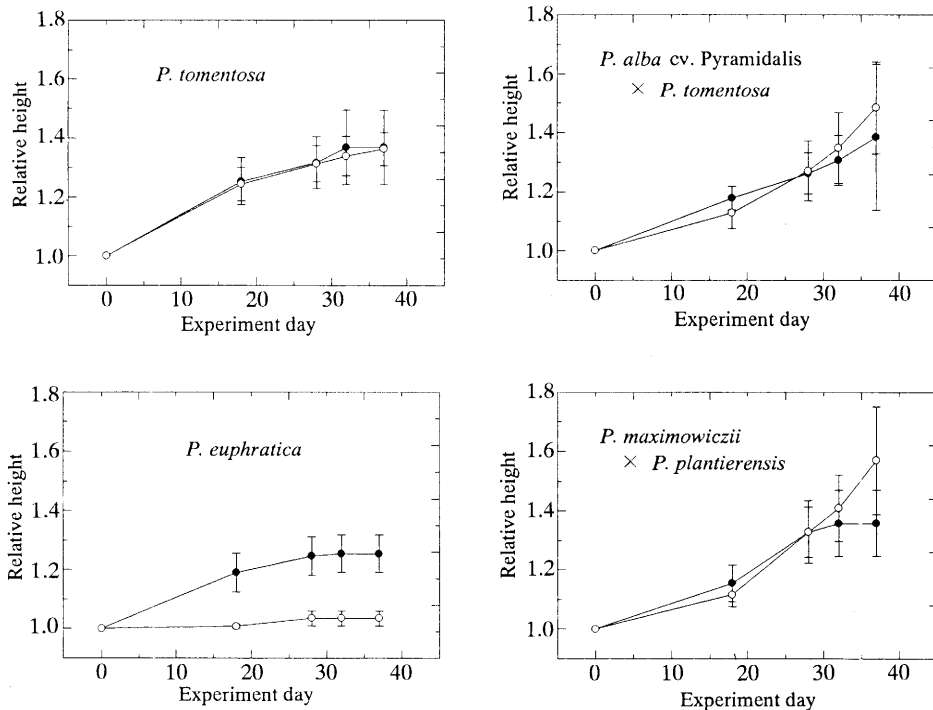


図-2 樹高成長経過.

Fig. 2. Height growth courses of seedlings.

●; 乾燥区, ○; 非乾燥区.

●; Unirrigation plot, and ○; Irrigation plot.

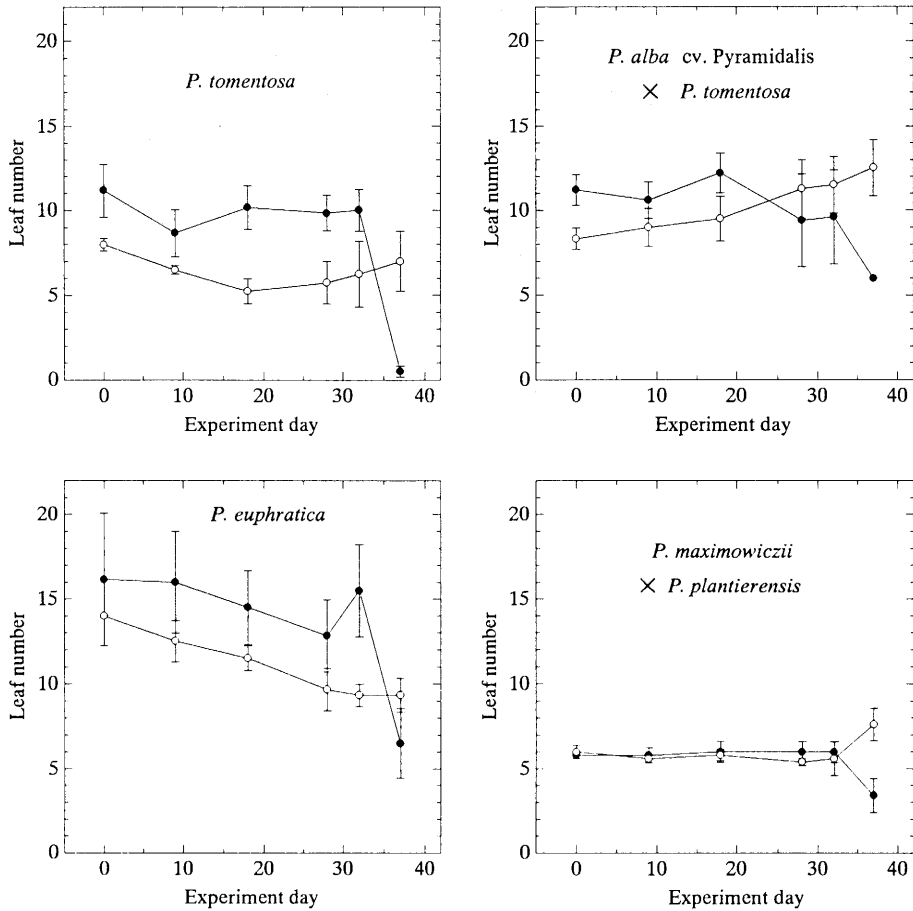


図-3 着葉数の経時変化.

Fig. 3. Change in living leaf number.

シンボルは図-2と同じ.

Symbols are the same as in figure 2.

験開始時、開始後 5, 9, 14, 19 日目でそれぞれ, 1.1, 1.4, 1.8, 2.6, 3.5 であった。24 日目には, 土壌含水率が 50% 以下となり, pF 値も 3.9 以上となった。

実験終了時 (37 日目) における非乾燥区に対する乾燥区の樹高成長量の比率は, 毛新楊, 毛白楊, 胡楊, FS-51 がそれぞれ 0.8, 1.0, 8.0, 0.7 であった (図-2)。胡楊は, 非乾燥区で著しい成長抑制がみられ, 湿潤条件よりも多少乾燥した土壌条件を好む樹種と思われる。乾燥区での樹高成長抑制は, 土壌含水率が 40% 以下となった 30 日目以降顕著となった。

33 日目以降に, 落葉による着葉量の急激な減少が全ての樹種でみられた (図-3)。毛新楊で多少早い時期から着葉量の減少が起こる傾向がみられるが, 樹種による違いは小さく, とくに中国産ポプラが落葉による蒸散量抑制などの乾燥害回避を早期に示すことはなかった。

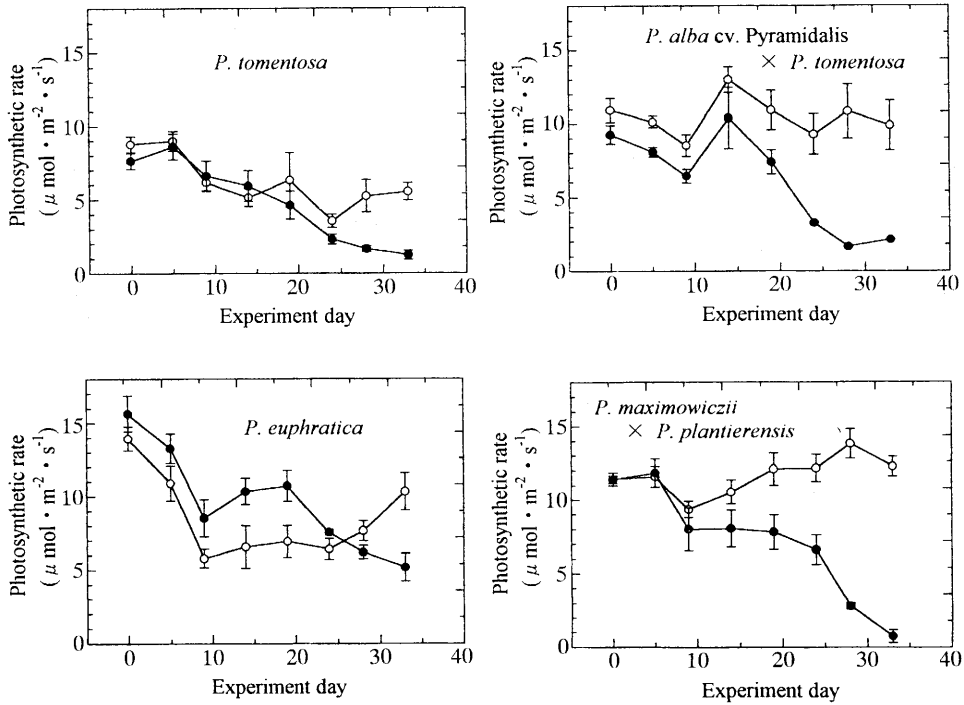


図-4 光合成速度の変化.

Fig. 4. Changes in photosynthetic rates.

シンボルは図-2 と同じ.

Symbols are the same as in figure 2.

2. 土壤の乾燥が光合成に与える影響

乾燥区では、いずれの樹種も、土壤の pF 値が 3.5 となった 19 日目以降、光合成速度の低下が顕著となった (図-4)。湿潤条件での気孔コンダクタンスは、FS-51 が $0.8 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 、中国産ポプラ3種が $0.3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ と、中国産ポプラの方が小さい値を示した (図-5)。いずれの樹種も、土壤の乾燥にともなって気孔コンダクタンスも低下した。光合成速度の低下は、気孔コンダクタンスの低下と対応し、気孔コンダクタンス $0.3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 以下では、いずれの樹種も光合成速度が気孔コンダクタンスに比例する傾向を示した (図-6)。

図-7 に土壤の乾燥にともなう、光合成測定時の葉内 CO_2 濃度 (C_i) の変化を示した。ただし、ここでの C_i は拡散モデルに基づいて算出されたものであるので、気孔コンダクタンスが小さい場合には、 C_i が精度よく求まらない。そのためこの図では、気孔コンダクタンスが非常に小さくなった 29 日目以降の値は除いた。土壤の乾燥にともなう C_i の対応は、毛新楊および胡楊と、FS-51 および毛白楊が対照的な傾向を示した。毛新楊と胡楊は、土壤の pF 値が 3.5 以下 (19 日目まで) では、 C_i の低下がみられ、土壤が pF 3.9 以上に乾燥した 24 日目に C_i が上昇した。一方 FS-51 と毛白楊では、土壤の乾燥にともなう光合成速度の低下は、 C_i の低下をともなっていなかった。

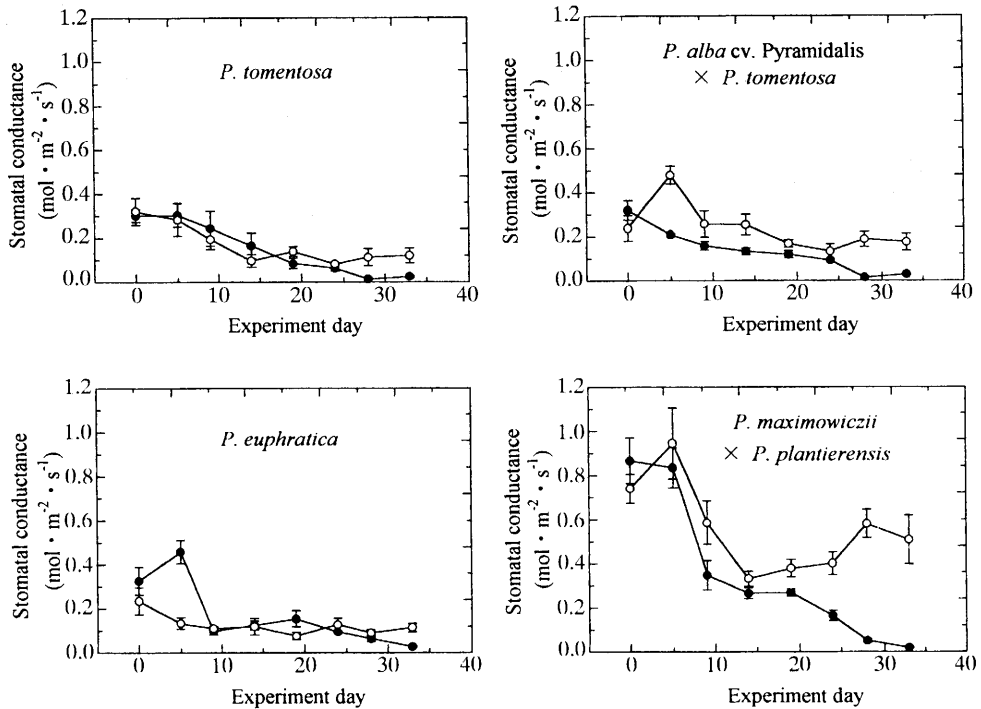


図-5 葉の気孔コンダクタンスの変化。

Fig. 5. Changes in stomatal conductance.

シンボルは図-2 と同じ。

Symbols are the same as in figure 2.

水ストレスによる植物の光合成への影響は、水ストレスの増加にともなって気孔閉鎖によるガス交換の抑制から光化学系の効率の低下など光合成機構そのものの活性低下へと進展する(Chaves, 1991, Eastman and Camm, 1995)。つまり、ガス交換の抑制が光合成の制限要因となっている段階では、光合成速度の低下と C_i の低下が並行しており、さらに光合成機構の活性低下が加わる段階になると光合成速度の低下に反して C_i は上昇する傾向を示すことになる。この考え方に従うと、毛新楊および胡楊と、FS-51 および毛白楊でみられた土壤の乾燥にともなう C_i の変化の違いは、両者の光合成機構の水ストレスに対する耐性の違いを反映したものであるということができ、土壤の弱い乾燥の時点での光合成速度の低下が C_i の低下をとまっていなかった FS-51 や毛白楊では、弱い土壤乾燥の段階から光合成機構が水ストレスの影響を受ける可能性がある。

今回供試した改良ポプラ FS-51 のように超短伐期林でバイオマス生産に用いられる多収穫品種では、灌水することによって収量の増加が得られ(佐々木, 1989)、光合成速度が土壤の乾燥にともなう水ストレスの影響を受けやすいと考えられている。また今回供試した中国産ポプラはいずれも、半乾燥地に生育可能な種として記載されている(FAO, 1979)。しかし、今回の実験では、4種とも土壤の乾燥にともなって同様に気孔コンダクタンスの低下と光合成速度の低下が起こ

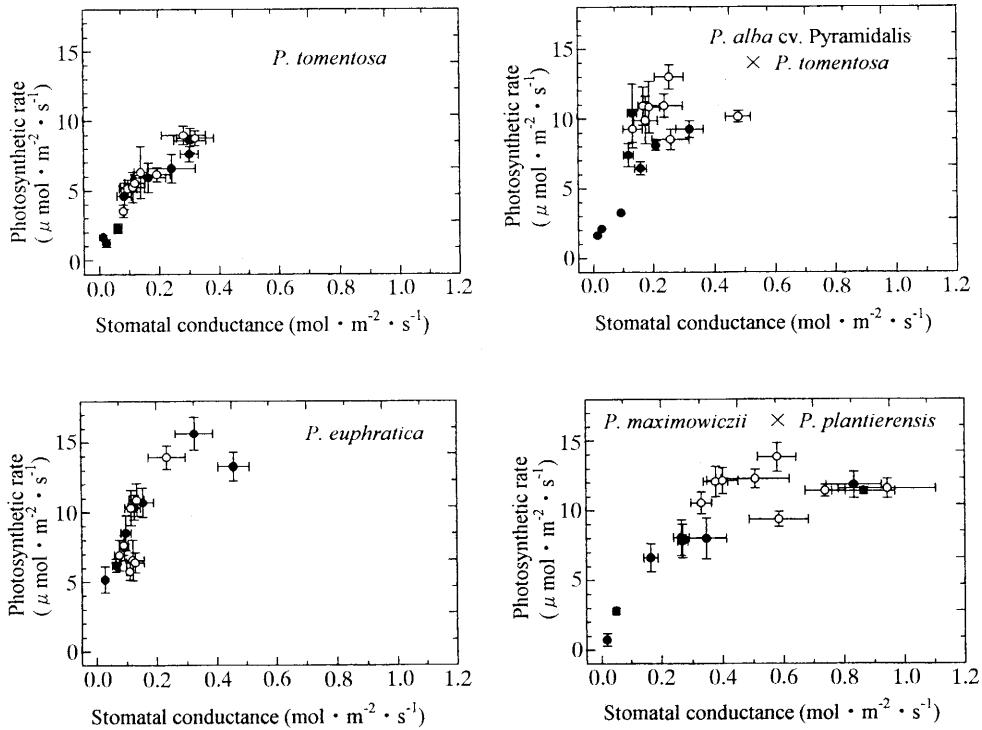


図-6 乾燥区における気孔コンダクタンスと光合成速度の関係。

Fig. 6. Relationship between the stomatal conductance and photosynthetic rates at unirrigation plot.

シンボルは図-2 と同じ。
Symbols are the same as in figure 2.

り、とくに中国産ポプラが、改良ポプラ FS-51 に比較して、乾燥した土壤条件下でも明らかに高い光合成速度を維持しているという結果は得られなかった。ただし、光合成器官におこる強光障害は、水ストレスによって光化学系の効率低下やクロロフィル蛍光反応によるクエンチングの抑制が起こっている場合に起こりやすい(Barber and Andersson, 1992)。したがって、光化学系などの光合成機構が、水ストレスの影響を受けにくい特性を持ち、強光障害を起こしにくいことは、半乾燥地のように、頻繁に乾燥ストレスをうける立地に生育する植物にとって、降雨によって土壤水分条件が改善された時に、より効率よく光合成生産を行うために有利な特性と考えられる。

要 旨

中国の半乾燥地域に生育するポプラ3種、*Populus tomentosa* (毛白楊), *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* (毛新楊), *P. euphratica* (胡楊) と改良ポプラ FS-51 から組織培養によって得られた苗を用いて、土壤の乾燥にともなう光合成速度の変化を調べた。供試した4種ともに、土壤の乾燥にともなって、気孔閉鎖と光合成速度の低下とが並行して起こった。特に中国産ポプラが、対照とした改良ポプラ FS-51 に比べて、強い土壤乾燥の時点まで高い光合成速度を維持し

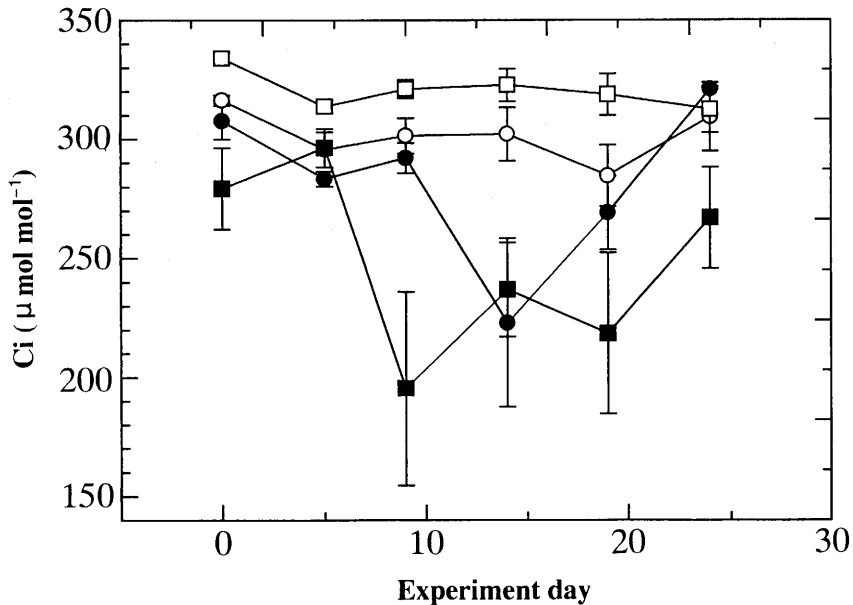


図-7 乾燥区における土壌の乾燥に伴う葉内 CO₂ 濃度の変化。

Fig. 7. Changes in intercellular CO₂ concentration (Ci) at unirrigation plot.

シンボルは図-1 と同じ。

Symbols are the same as in figure 1.

ているという結果は得られなかった。土壌乾燥にともなう葉内 CO₂ 濃度と光合成速度の関係の変化から、FS-51 に比べて毛新楊と胡楊の光合成機能が、水ストレスの影響を受けにくい特性を持つ可能性が示唆された。

キーワード：中国産ポプラ、組織培養苗、耐乾燥性、光合成、気孔コンダクタンス

引用文献

- Barber, J. and Andersson, B.: Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. *Trends Biol. Sci.*, **17**, 61-66, 1992.
- Chaves, M. M.: Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.*, **42**, 1-16, 1991.
- Eastman, P. A. and Camm, E. L.: Regulation of photosynthesis in interior spruce during water stress: changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tree Physiol.*, **15**, 229-235, 1995.
- FAO: *Poplars and willows in wood production and land use*. 328 pp, FAO, Rome, 1979.
- Ide, Y., Kurita, N. and Kang, J. M.: *In vitro* plantlet regeneration from petiole culture of poplar hybrids and their competence for adventitious bud formation. *Bull. Tokyo Univ. Forests*, **91**, 127-135, 1994.
- 市川正巳: 世界における砂漠化とその研究の現状. *地理学評論*, **61**, 89-103, 1988.
- Kaiser, M. W.: Effects of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plantarum*, **71**, 142-149, 1987.
- Kang, J. M., Kojima, K. and Ide, Y.: Establishment of tissue culture system of Chinese poplars: *Populus tomentosa* and *Populus alba* cv. *Pyramidalis* × *Populus tomentosa*. *Bull. Tokyo Univ. Forests*, **88**, 127-133, 1992.
- 康 才明・小島克己・井出雄二・栗田直明・渡邊定元・佐々木恵彦: 組織培養系を用いた中国産ポプラの耐

- 乾・耐塩基性の確認. 第 104 回日本林学会大会講演要旨集, 201, 1993.
- Murashige, T. and Skoog, F.: A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.*, **15**, 473-497, 1962.
- 佐々木恵彦: バイオマス用の超短伐期林の研究開発. 木材学会誌, **35**, 865-874, 1989.
- 寺沢四郎: 土壌の物理性測定法. 134-158 pp., 養賢堂, 東京, 1980.
- 渡邊定元: ウルムチ地域緑化戦略の基礎. 中国新疆ウイグル自治区ウルムチ市視察報告書: 45-55 pp., 環境アセスメントセンター, 静岡, 1991.

(1995 年 4 月 28 日受付)

(1995 年 11 月 6 日受理)

Summary

To clarify the drought tolerance of three poplars (*Populus tomentosa*, *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* and *P. euphratica*) collected from the semi-arid region of China, the change in the photosynthetic rate of seedlings during dehydration of soil was examined. Photosynthetic rate and stomatal conductance decreased as the water content in the soil decreased. The change in the photosynthetic rate during dehydration of the soil did not differ among chinese poplars and the improved poplar FS-51 (*P. maximowiczii* × *P. plantierensis*). From the analysis of the relationship between intercellular CO₂ concentration and photosynthetic rate, it was found that the photosynthetic mechanism of *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* or *P. euphratica* is more tolerant to water stress than that of FS-51.

Key words: Chinese poplar, Drought tolerance, Photosynthetic activity, Stomatal conductance

Studies on Growth of Multi-storied Coniferous Plantations: Modelling Growth for Two-storied Sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) Stands

Satoshi TATSUHARA

This paper deals with modelling the growth process in multi-storied sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON) plantations. First, the growth equations for volume in closed pure even-aged stands are derived on the basis of assumptions on respiration and photosynthesis and analyses of measurements of plantations. Secondly, the growth equations for open pure even-aged stands are derived, relating them to the growth equations for closed stands. Thirdly, the growth process of overstory and understory trees in two-storied stands is described, expanding the volume growth model for pure even-aged stands. Finally, the application of the volume model to multi-storied stands is considered.

Change in Photosynthetic Rate of Chinese Poplars During Dehydration of Soil

Jae-Myung KANG, Takeshi TANGE, Katsumi KOJIMA,
Yuji IDE and Satohiko SASAKI

To clarify the drought tolerance of three poplars (*Populus tomentosa*, *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* and *P. euphratica*) collected from the semi-arid region of China, changes in the photosynthetic rate of the seedlings during dehydration of soil was examined. A similar depression in the photosynthesis with dehydration of soil occurred in Chinese poplars and the improved poplar FS-51 (*P. maximowiczii* × *P. plantierensis*). From the analysis of the relationship between intercellular CO₂ concentration and photosynthetic rate, it was found that the photosynthetic mechanism of *P. alba* cv. *Pyramidalis* × *P. tomentosa* or *P. euphratica* was more tolerant to water stress than that of FS-51.