

ハンリュウ(*Salix matsudana*)の葉面コンダクタンス変化の説明要因

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	小林,達明 小橋,澄治 増田,拓朗 吉川,賢
発行元	日本林學會
巻/号	75巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 79-87
発行年月	1993年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

ハンリュウ (*Salix matsudana*) の葉面コンダクタンス
変化の説明要因小林達明^{*1}・小橋澄治^{*2}・増田拓朗^{*3}・吉川 賢^{*4}

小林達明・小橋澄治・増田拓朗・吉川 賢：ハンリュウ (*Salix matsudana*) の葉面コンダクタンス変化の説明要因 日林誌 75 : 79~87, 1993 ハンリュウの葉面コンダクタンスの変化の説明要因について、ポット実験と野外生育個体の測定から検討した。葉面コンダクタンスの日変化は、非線形回帰分析の結果、光と大気飽差の二要因によってよく説明された。ポット実験の土壌水分の減少の過程を通して、通水抵抗の増加がみられた。第一段階では、日中の葉の水ポテンシャルのわずかな低下がみられた。第二段階では、日中の水ポテンシャルは一定で、葉面コンダクタンスと夜明け前の水ポテンシャルが低下した。第三段階では日中の水ポテンシャルも低下した。葉面コンダクタンスは土壌の強い乾燥領域で土壌水分量や夜明け前の水ポテンシャルの低下に従って低下した。野外測定では、葉面コンダクタンスは砂丘上で草地上の約 1/2 であった。夜明け前の水ポテンシャルは同様に高かったことから、砂丘上では気孔の形態や反応が水分の少ない土壌条件に順化し、ストレスに対する反応が異なったものと考えられる。

KOBAYASHI, Tatsuki, KOBASHI, Sumiji, MASUDA, Takuro and YOSHIKAWA, Ken: Interpreting factors of the variations in leaf conductance of *Salix matsudana*. J. Jpn. For. Soc. 75 : 79~87, 1993 The variations in leaf conductance of *Salix matsudana* KOIDZ. were analyzed through pot experiments and field measurements. The results of non-linear regression analyses showed that diurnal variances of field samples were well-accounted for by two meteorological factors, that is, photon flux density and vapor pressure deficit. Through the whole course of soil moisture depletion in the pot experiment, whole plant hydraulic resistance increased. In the first step, the midday leaf water potential slightly decreased. In the second step, although midday water potential was stable, leaf conductance and pre-dawn water potential declined. In the third step, the midday water potential also declined. The decline of leaf conductance was accompanied by decreases in soil moisture content and pre-dawn water potential in severe stressed conditions. In the field conditions, leaf conductance on the sand dune was about half of that on the moist meadow. Because the pre-dawn water potential was similar, it suggested that stomatal response on the sand dune had been acclimated to a lesser soil moisture condition, and the manners of responses to stresses were different among growing sites.

I. はじめに

ハンリュウ (*Salix matsudana* KOIDZ.; 旱柳) は中国の半乾燥砂漠化地域における主要な緑化造林樹種である。主として湿性の環境に適した樹種とされているが、砂丘地も含め、乾湿の幅広い立地に植栽され、成果をあげている(12)。筆者らは、本種の水分環境に対する反応様式を総合的に理解するために、SPAC モデルの適用を試みている。本研究では、その重要なサブモデルである蒸散を制御するパラメータ、葉面コンダ

クタンスの説明要因について検討を行う。

葉面コンダクタンスの制御モデルについて、JARVIS (9)は、既往の文献を整理し、いろいろなタイプの関数を提示している。YAHATA(30)はスギ(*Cryptomeria japonica* D. DON)の水分動態モデルの作成に際して、そのうち、光量と水ポテンシャルの二要因によって記述するモデルを採用している。一方、亜高山帯や熱帯モンスーン地域の樹木については、年間を通じて光量と大気飽差あるいは葉と大気の絶対湿度差の二つの要因によって記述できるとする報告がある(5, 10, 11,

*1 千葉大学園芸学部 Fac. of Hort., Chiba Univ., Matsudo 271

*2 京都大学農学部 Fac. of Agric., Kyoto Univ., Kyoto 606

*3 香川大学農学部 Fac. of Agric., Kagawa Univ., Miki 761-07

*4 岡山大学農学部 Fac. of Agric., Okayama Univ., Okayama 700

29)。本研究の調査地である、より乾燥の程度が強い温帯ステップ地域の樹木については、こうした観点の研究はなく、新たな検討が必要である。

そこで本研究ではポット実験と野外測定によって、実験的な土壌の乾燥過程と野外の自然条件におけるハンリュウの葉面コンダクタンスの変化を調べ、その過程を解析した。またその結果から、ハンリュウの葉面コンダクタンスの制御モデルについて検討を行った。

II. 実験および調査方法

1. ポット実験

実験は1987年6月に中国内蒙古自治区のムウス(毛烏素)砂地開発整治研究センターの実験圃場において行った。研究センターの位置は北緯39°・東経109°・海拔1,320 mである。材料は、本センター苗圃において育成されたさし木後3年目のハンリュウ苗木を用いた。苗高は70~80 cmであった。苗木は5月上旬に四つのプラスチック製ポットにそれぞれ1本ずつ移植した。土は苗圃土壌を採取して使用した。土壌の水分特性を求めるために、サイクロメーター(WESCOR社, HR33T, C-52)を用いて水ポテンシャルを測定した。図-1に土壌水分特性を示す。図には後述する野外調査地の砂丘地の砂の水分特性も併示する。苗圃の土壌は細粒分も含み、砂丘地の砂と若干特性を異にしている。

実験は、予め十分に灌水を継続した供試個体のある時点で灌水を止め、その後の土壌含水量、気孔開度の変化を調べる方法で行った。用意した4ポットのいずれも測定に入る前、6月8日より、自然降雨をさけるためビニールハウスに入れ、夕方、毎日十分に灌水を行った。対照区を1ポット用意し、これには実験期間

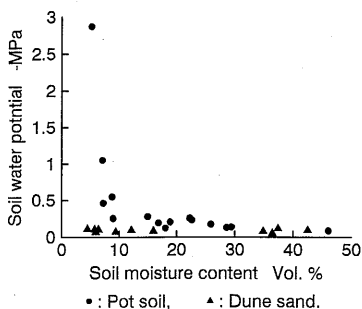


図-1. ポット実験の供試土壌と野外測定調査地の砂丘砂の体積含水率-水ポテンシャル関係

Water content-potential relationships of the soils of the pot experiment and the dune sand of the study field

中は、毎日、夕方灌水を行った。この個体を個体1とした。個体2のポットは6月18日から、個体3は6月17日から、個体4は6月13日から灌水を停止して、6月18日より全個体一斉に測定を開始し、6月23日まで継続した。

葉面コンダクタンスは定常型ポロメーター(LI-COR社, LI1600)を用いて測定した。測定は夜明けから日没まで1時間ごとに測定することとし、朝7時より夕方20時まで測定した。測定時刻には、各サンプル、3回測定を行い、値を平均した。蒸散速度・光量子束密度・気温・湿度についても、ポロメーターにより得られるデータを使用した。大気飽差はその気温と湿度のデータより換算した。

水ポテンシャルはプレッシャー・チャンバー(大起理化, DIK-7000)で測定した木部圧ポテンシャルの値を用いた。測定は夜明け前は全個体について行い、枝葉を1サンプルずつ採取して即座に測定した。日中は3時間に1回ぐらいの割合で測定した。

土壌含水率は各個体をポットごとと秤量することによって推定した。実験終了後に土壌と植物体の乾重量、ポットの重量を測定した。そのデータをもとに、実験時のポット重量より土壌の重量含水比を求め、別に求めた土壌の比重から体積含水率を推定した。ポット重量の測定は、毎朝測定開始時に行った。

2. 野外測定

測定はムウス砂地開発整治研究センターの東試験地で行った。同試験地では牧草地の防護林帯として、ハンリュウの大枝の直ざし造林が広く行われているが、そのうち湿性の草地から移動砂丘地の丘頂へと列植されたハンリュウを対象とした。試料木は5本のうち2本は*Carex duriuscula* C. A. MEY. (カヤツリグサ科)が優占する湿性草地に生育し、1本は砂丘の裾、2本は砂丘の斜面上に生育していた。測定木の形状と立地条件を表-1に示す。増田ら(18)によると、草地と砂丘地は同一の地下水面を有している。草地では地下水面が浅いために土壌水分量は多い。一方、砂丘上は比高が高いために、地下水位は低く、土壌水分量は少ない。

表-1には葉面コンダクタンス測定直前の同年7月3日の土壌含水率を示した。含水率は2.5, 7.5, 12.5, 22.5, 42.5, 62.5, 82.5, 102.5, 122.5, 152.5, 182.5, 202.5, 222.5 cmの各深度で根系の分布する範囲で調べた。測定木No.1, 4では根系調査を行っていないので、根系の分布が特定できず、含水率も記載していない。しかしその位置からNo.1はNo.2と同様、

表-1. 野外測定個体の形状と立地条件

Dimensions and land conditions of the sample trees of the field measurement

Nos.	Ages ¹⁾ (years)	DBHs (cm)	Heights (cm)	Land types	Ground levels ²⁾ (cm)	Volumetric soil water contents ³⁾					
						Dominant root zones		Deepest root zones		Whole root zones	
						Depths (cm)	Contents (%)	Depths (cm)	Contents (%)	Depths (cm)	Averaged contents(%)
1	4	4.9	289	Meadow	83	—	—	—	—	—	—
2	4	5.9	288	Meadow	88	22.5	10.8	22.5	10.8	0~30	7.9
3	4	7.0	341	Foot of sand dune	97	21.5	9.7	31.5	10.8	0~45	8.9
4	4	5.6	330	Sand dune	232	—	—	—	—	—	—
5	4	6.5	339	Sand dune	325	82.5	4.3	222.5	13.9	0~250	6.6

¹⁾ Age shows years after planting of cuttings. ²⁾ Ground level is represented as height above groundwater table on July 3, 1987. ³⁾ Soil water content was measured on July 3, 1987.

No.4 は No.3 と No.5 の中間的な状況にあると思われる。草地上、砂丘の裾の個体の根系の主要な分布は、土壌層の浅い位置にみられるが、その層の土壌水分量は大きかった。砂丘上の個体の根系が主として分布する砂丘中では土壌の含水量は小さかった。しかし砂丘上の個体の根系は深くまで展開し、最も深い位置では土壌含水量は十分に大きかった。

調査対象木の葉面コンダクタンスの測定を 1987 年 7 月 4, 6, 8 日の 3 日間終日行った。葉面コンダクタンスの測定はポット実験の場合と同様の方法で行った。調査木のうち草地、砂丘の裾、砂丘の各立地に生育する個体 1 本ずつについては、水ポテンシャルの測定を行った。水ポテンシャルは夜明け前とコンダクタンス測定時に測定し、夜明け前は各個体につき 3 点、その後は各個体につき 1 点測定した。測定はプレッシャー・チャンバー法によって行った。

3. 通水抵抗 (R_p) の解析

気孔コンダクタンスおよび水ポテンシャルを制御する要因の一つとして通水抵抗 (R_p) を求めた。VAN DEN HONERT (28) によると、定常状態の植物をめぐる水の動きは、位置ポテンシャル差を無視すれば、次のように表現される。

$$E = (\Psi_s - \Psi_l) / R_p \quad (1)$$

ここで E は系を移動する水のフラックス密度、 Ψ_s は土壌の水ポテンシャル、 Ψ_l は葉の水ポテンシャルを示す。 R_p は土壌から葉までの水移動の抵抗である。

ここで夜明け前の水ポテンシャル Ψ_0 を Ψ_s の推定値として考える。また E は単位葉面積当りのフラックス密度とし、ポット苗では葉数も少なく、どの葉もほぼ同様に蒸散していると考え、ポロメーターで測定した蒸散速度を用いることとする。すると R_p は次式の

ように求めることができる (25)。

$$R_p = (\Psi_0 - \Psi_l) / E \quad (2)$$

III. 結 果

1. ポット実験

図-2 にそれぞれの測定日における各個体の葉面コンダクタンスの変化を示す。個体4と6月23日の個体3をのぞいて、各個体とも朝方 9~11 時頃まで次第に値が上がり、その後日中気孔開度がやや低下する同じような日変化パターンを示している。早くに灌水を停止した個体4と6月23日の個体3では明らかな気孔閉鎖が認められる。このように明らかな日変化パターンの違いが認められるため、今後はいくつかの観測値のグループに分けて解釈を進める。毎日十分に灌水が行われている対照区個体の観測値を標準グループとする。明らかな気孔閉鎖が認められた個体4および6月23日の個体3を明らかに水ストレスがみられるグループとして強ストレス・グループとする。その他の観測値は明らかな気孔閉鎖は認められないが、灌水は停止して若干の水ストレス下にはあると考えられることから、弱ストレス・グループとした。

図-3 に光量子束密度、気温、大気飽差の各微気象要因と葉面コンダクタンスの関係を示した。標準グループと弱ストレス・グループではそれぞれの気象変数と関係がみられる。すなわち光量とは飽和型の関係を示し、気温とは最適値域が存在する一山型の関係を示すようにみえる。飽差とは 1.5 kPa 以上では負の相関関係を示している。一方、強ストレス・グループでは、これらの要因とは明らかに無関係であった。

図-4 には水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係を示す。葉面コンダクタンスは、水分状態にかか

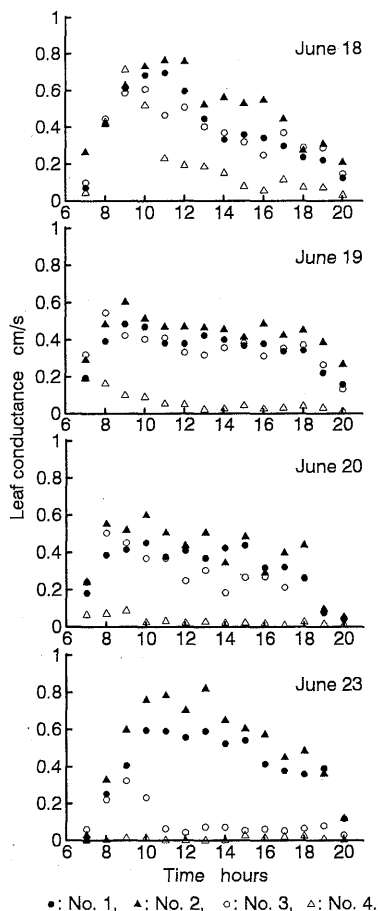


図-2. ポット実験における各供試個体の葉面コンダクタンスの日変化

Diurnal changes of leaf conductances of the samples in the pot experiment

Notes: No.1 was kept well watered. Watering was suspended for the others from the following dates: No. 2, June 18; No. 3, June 17; No. 4, June 13.

わりなく光量に従って変化するので、比較の対象になる値として、図-3 よりほぼ飽和に達しているとみられる光量子束密度 $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の場合の値を大きな記号で示した。ここでは両者の間に明瞭な関係は読み取れない。むしろ弱ストレス・グループと強ストレス・グループは水ポテンシャルの値は同様であるのに、葉面コンダクタンスは異なっている。一方標準グループと弱ストレス・グループは水ポテンシャルは異なっているにもかかわらず、葉面コンダクタンスは同様である。

以上のように標準グループと弱ストレス・グループでは、葉面コンダクタンスは気象要因によって説明できるようにみえる。そこで、標準グループと弱ストレ

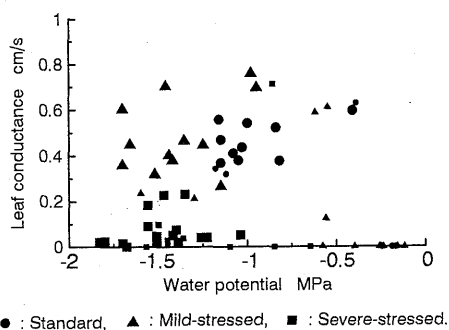


図-4. ポット実験における水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係

Relationships between water potentials and leaf conductances in the pot experiment

図中の大きな符号は光量子束密度が $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の場合を、小さな符号はそれ以下の場合を示す。

Note: Large symbols show measurements with photon flux densities of more than $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, and small symbols show those of less than $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

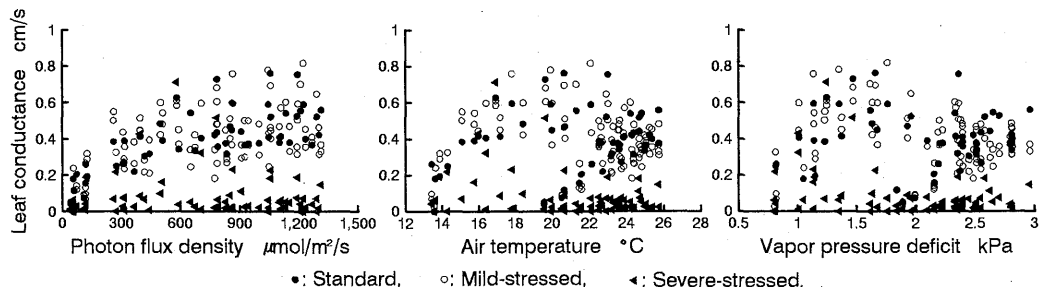


図-3. ポット実験における気象要因と葉面コンダクタンスの関係の散佈図

Scatter diagram of leaf conductances against meteorological factors in the pot experiment

ス・グループの葉面コンダクタンス値について、光量子束密度・気温・大気飽差の各気象要因のうち2変数あるいは3変数を用いて、最小二乗法による非線形回帰分析を行った。回帰式はJARVIS(9)が提案したものを用いた。非線形回帰の計算はGAUSS-NEWTON法とSIMPLEX法の二つの方法を用いて、最適解を求めた。プログラムは山岡・谷川原(31)のものをを使い、パーソナル・コンピュータで計算した。その結果、光量子束密度 Q ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) と大気飽差 δe (kPa) を独立変数にとった次のモデルが最もよい適合を示した。

$$g_1 = a_1 Q / (1 + a_2 Q) \cdot (1 - b\delta e) \quad (3)$$

回帰式のパラメータは表-2に示す。(3)式の寄与率は高く、葉面コンダクタンスの日変化が、光量と大気飽差でよく説明できることを示している。

図-5に蒸散速度と水ポテンシャルの関係を示す。この関係の回帰直線の傾きがそれぞれのグループの通水抵抗を示している。傾きは負であるから、傾きの絶対値が大きいほど抵抗が大きいことを示す。標準グループの抵抗は小さく、弱ストレス・グループはやや大きかった。強ストレス・グループでは有意な回帰直線が

表-2. ポット実験の標準グループ、弱ストレス・グループの葉面コンダクタンス・モデルのパラメータ

Parameters of the leaf conductance model of standard and mild-stressed groups in the pot experiment

a_1	a_2	b	r^2
2.841×10^{-3}	2.166×10^{-3}	0.2083	0.70

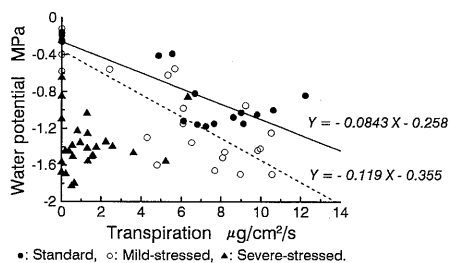


図-5. ポット実験における蒸散速度と水ポテンシャルの関係

Relationships between transpiration rates and leaf water potentials in the pot experiment

実線は標準グループの、破線は弱ストレス・グループの回帰直線を示す。

Note: Solid line shows the regression line of the standard group and dashed line shows that of the mild-stressed group.

得られなかった。水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの間の関係で、標準グループと弱ストレス・グループの葉面コンダクタンスが変わらないのに水ポテンシャルが異なっているのは、弱ストレス・グループで通水抵抗が増大しているためと解釈することができる。

次に土壤乾燥過程における水ポテンシャル、葉面コンダクタンス、通水抵抗の日中平均値と夜明け前の水ポテンシャルの変化を検討する。通水抵抗は(2)式より求めた。日中平均値は、10時から18時の間がほぼ光量子束密度が $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上だったので、その間の値を各測定日ごとに平均し、測定値が2個以下の場合には除外した。図-6に土壤含水率と葉面コンダクタンスの関係を示した。葉面コンダクタンスの値は対照区の1日の平均値を1とした場合の各処理区の相対値で示す。葉面コンダクタンスは土壤含水率10%以上ではほぼ一定で、それ以下で低下しはじめ、8%以下では顕著に低下している。

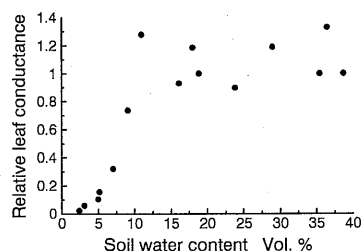


図-6. ポット実験における土壤含水率の減少にともなう日中の葉面コンダクタンスの相対値の変化

Changes in relative values of midday leaf conductances as courses of soil moisture depletions in the pot experiment

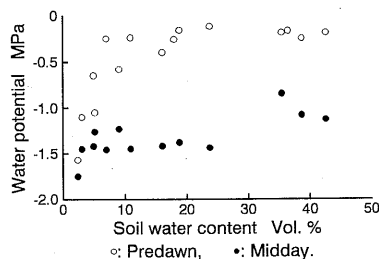


図-7. ポット実験における土壤含水率の減少にともなう夜明け前と日中の水ポテンシャルの変化

Changes in pre-dawn and midday leaf water potentials as courses of soil moisture depletions in the pot experiment

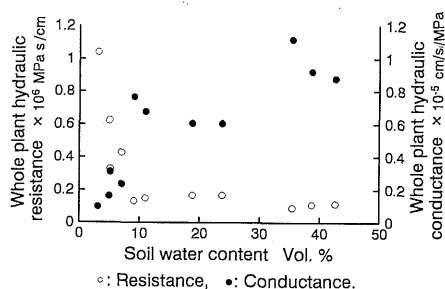


図-8. ポット実験における土壌含水率の減少にともなう日中の通水抵抗の変化

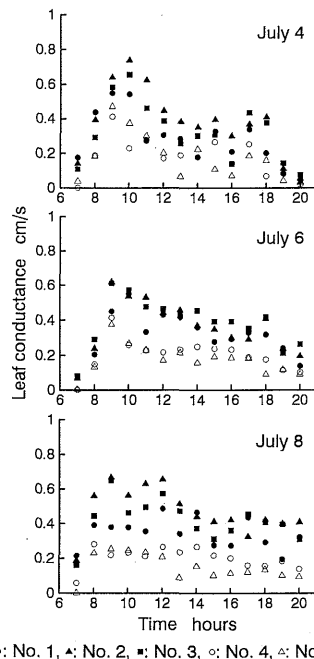
Changes in midday whole plant hydraulic conductances as courses of soil moisture depletions in the pot experiment

図-7 に土壌含水率と夜明け前の水ポテンシャル、日中の水ポテンシャルの関係を示した。夜明け前の水ポテンシャルは植物の基底的水分状態の指標で、土壌水分状態を反映する値とされている。値は土壌含水率 8 % 以下で、含水率の低下とともに低下している。一方、日中の水ポテンシャルの平均値は、含水率 25 % 以下で顕著に低下するが、最も乾燥した 1 点を除き、 -1.5 MPa を下回ることにはなかった。最も乾燥した点では -1.75 MPa に低下したが、当該個体の夜明け前の水ポテンシャルは -1.60 MPa で、土壌の永久萎凋点 -1.58 MPa と一致している。また吉川ら (32) によると、水分条件のよい立地にあるハンリュウが膨圧を喪失する水ポテンシャルは -1.74 MPa であり、永久萎凋点に至って初めて、膨圧の喪失が日中継続したことを示している。

図-8 に土壌含水率と通水抵抗、通水コンダクタンスの関係を示した。通水コンダクタンスは通水抵抗の逆数である。通水抵抗が含水率 25 % 以下でやや上昇し、8 % 以下で含水率の低下とともに顕著に増加しているのがわかる。図-1 によると含水率 8 % は -0.5 MPa あたりに相当し、いわゆる土壌の初期萎凋点とほぼ一致する。

2. 野外測定

図-9 にそれぞれの測定日における各野外測定個体の葉面コンダクタンスの変化を示す。日変化パターンはどの個体もポット実験の標準グループ、弱ストレス・グループと同様に日中低下する似た形である。しかし、砂丘斜面上の個体の値は、湿性草地や砂丘の裾の個体の約 1/2 で、立地によって大きく異なっていた。表-1 に示したように、砂丘上の個体では、根の分布域



○: No. 1, △: No. 2, □: No. 3, ◇: No. 4, ▽: No. 5.

図-9. 野外測定における各測定個体の葉面コンダクタンスの日変化

Diurnal changes of leaf conductances of the samples in the field measurements

の土壌の平均含水率や主分布域の含水率が他に比べて低く、それがコンダクタンスの違いに反映していると考えられる。

図-10 に、夜明け前の水ポテンシャルを測定した 3 個体の葉面コンダクタンスと光量子束密度、気温、大気飽差の関係を示す。いずれもポット実験と同様の関係が認められた。ただし、その関係は、草地上の No.2 と砂丘の裾の No.3 では似ているが、砂丘上の No.5 では異なっていた。

図-11 にそれら個体の水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係を示した。光量子束密度 $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の場合の値を大きな符号で示した。草地上の個体と砂丘の裾の個体はほぼ同じ分布を示す。一方、砂丘上の個体では、水ポテンシャル値はそれらと同様でも、葉面コンダクタンスは顕著に低かった。すなわち立地による葉面コンダクタンスの違いは、測定時の水ポテンシャルの違いでは説明できなかった。

また No.2, 3, 5 個体の夜明け前の水ポテンシャルの平均値は、それぞれ -0.28 , -0.29 , -0.30 といずれも高く、個体間に有意差はなく、立地による葉面コンダクタンスの違いは、夜明け前の水ポテンシャルでも説

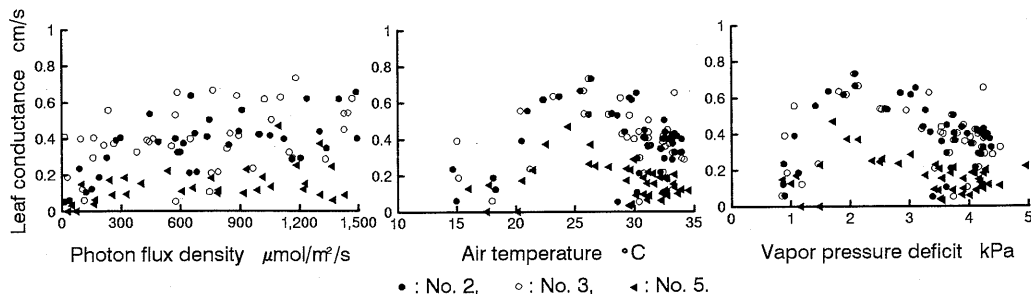


図-10. 野外測定における気象要因と葉面コンダクタンスの関係の散布図

Scatter diagrams of leaf conductances against meteorological factors in the field measurements

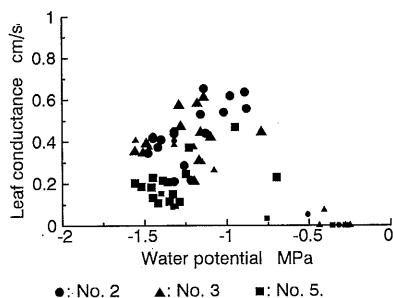


図-11. 野外測定における水ポテンシャルと葉面コンダクタンスの関係

Relationships between water potentials and leaf conductances in the field measurements

図中の大きな符号は光量子束密度が $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の場合を、小さな符号はそれ以下の場合を示す。

Note: Large symbols show measurements with photon flux densities of more than $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, and small symbols show those of less than $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

明できなかった。表-1 からわかるように、砂丘上の個体でも、根の最深到達部の土壌含水率は 10 % 以上と十分に高いため、蒸散のない夜明け前の水ポテンシャルは草地上の個体と同様に回復すると考えられる。これらのことからコンダクタンスの小さい砂丘上の個体は、強いストレスにさらされていたわけではないが、長期の穏やかなストレスにより葉面コンダクタンスが低下していたと考えられる。

各個体の葉面コンダクタンスについて、気象要因との間で非線形回帰分析を行った。その結果、ポット実験と同様に、いずれの個体についても、(3)式が最もよい適合を示した。各測定木のパラメータは表-3 に示

表-3. 野外測定個体の葉面コンダクタンス・モデルのパラメータ

Parameters of the leaf conductance model of the field samples

Nos.	Parameters			
	a_1	a_2	b	r^2
1	3.284×10^{-3}	4.160×10^{-3}	0.1305	0.60
2	2.959×10^{-3}	2.785×10^{-3}	0.1226	0.75
3	2.724×10^{-3}	3.389×10^{-3}	0.08355	0.69
4	2.023×10^{-3}	5.884×10^{-3}	0.07766	0.45
5	1.240×10^{-3}	2.277×10^{-3}	0.1514	0.59

す。No.4 個体では寄与率は低いが、その他の個体では高く、葉面コンダクタンスの日変化が、光と大気飽差でよく説明できることを示している。

IV. 考 察

葉面コンダクタンスの変化は、日変化、土壌の乾燥過程、立地条件という三つの異なる相で生じていた。日変化は、強ストレス・グループを除き、ポット実験、野外測定ともに、光量子束密度と大気飽差の二要因でよく説明できた。ポット実験の土壌乾燥過程における変化は、土壌含水率 10 % 以下の強い乾燥領域で、土壌水分の減少に従っていた。野外測定における立地間の違いは、根の主分布域の土壌水分量あるいは根の分布域の平均土壌水分量との関係が推察されたが、今回はデータが少なく、量的な検討には至らなかった。

次にそれらの変化の生理的要因について考察する。気孔開閉の生理機構は、現在たいへん議論の多い問題である。水ストレス以外の要因では、光の強度とは正の、二酸化炭素濃度とは負の相関関係があることは明

らかである。水ストレスについては、従来、一般的には、水ポテンシャルと膨圧が気孔開閉の主たる要因と考えられてきた(15)。今回のように水ポテンシャルが有力な要因として認められない場合、現在では次のような異なる考えも提案されている。

コンダクタンスの日変化では、光以外に大気飽差との関係が強かったが、水ポテンシャルに関わりなく、表皮周辺の乾燥した空気が気孔閉鎖を引き起こすという報告がある(14, 16, 17, 20, 22~24)。土壤の乾燥過程では、気孔閉鎖に対する土壤水分状態の直接的影響を重視するものがあり(1, 4, 7, 19, 26, 27, 33)、葉の水ポテンシャルの変化によらない root-to-shoot communication の重要性が指摘されている(2, 3, 33)。

ところでプレッシャー・チャンバー法の通常法による測定では、蒸散量が多い場合、実際の水ポテンシャルとかなりの誤差を生じるとする報告がある(6, 8)。本研究では葉面コンダクタンスと水ポテンシャルの間には明瞭な関係は読み取れなかったが、そのような測定誤差によって生じたばらつきのために、関係が不明瞭になった可能性もある。これについては、今後、サイクロメーター法や、あるいはプレッシャー・チャンバー法でも極力サンプルの水分消失を防ぐ方法(6)などによって、さらに検討を重ねる必要がある。

立地間の違いは、日変化を測定した5個体にかぎらず、日中の同時時間帯に多数測定した結果でも認められている(12)。気孔反応には履歴がきき、一度水ストレスを経験し、コンダクタンスが低下した個体では、再び水分状態が回復しても、しばらくコンダクタンスは完全に回復しないことが報告されている(15, 21)。砂丘上の個体は、それに類する長期のストレス効果によって値が低かったのではないかと考えられる。調査地の個体では、葉の形態にも顕著な違いがみられたが(13)、そうした形態的反応も同様の反応と考えられる。半乾燥地で生き残ってきた樹木は、強いストレスにさらされる前に、多くの場合はそれを回避するように振る舞っているであろう。そういう意味では、穏やかなストレスが常態であり、それに対する反応の研究は重要である。半乾燥地の植物の葉面コンダクタンスのモデル化にあたっては、このような効果を組み入れることが今後必要と考えられる。

本研究を遂行するにあたり、内蒙古林業科学院の廖茂彩元副院長、姚洪林治砂研究室主任には調査全般を

支援していただきたいへんお世話になった。李樹青研究員、張文軍研究員、内蒙古大学の廖汝棠講師には現地調査において多大なるご援助をいただいた。東京大学の鈴木雅一助教授には草稿に目を通していただき、ご意見を頂戴した。ここにこれらの方々に対して心から感謝の意を表する。なお本研究の一部はトヨタ財団研究助成を得て行われた。

引用文献

- (1) BATES, L. M. and HALL, A. E. (1981) Stomatal water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. *Oecologia* **50**: 62~65.
- (2) BLACKMAN, P. G. and DAVIES, W. J. (1985) Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *J. Exp. Bot.* **36**: 39~48.
- (3) DAVIES, W. J., METCALFE, J. C., SCHURR, U., TAYLOR, G. and ZHANG, J. (1987) Hormones as chemical signals involved in root to shoot communication of effects of changes in the soil environment. In *Hormone action in plant development. A critical appraisal* (HOAD, G. V., LENTON, J. R., JACKSON, M. B. and ATKIN, R. K., eds.). 201~216, Butterworth, Boston.
- (4) GOLLAN, T., TURNER, N. C. and SCHULZE, E. -D. (1985) The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. *Oecologia* **65**: 356~362.
- (5) GRACE, J., OKALI, D. U. U. and FASEHUN, F. E. (1982) Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.* **19**: 659~670.
- (6) 玉泉幸一郎・須崎民雄 (1990) プレッシャー・チャンバー法による測定誤差と対策. *日林九支研論* **43**: 115~116.
- (7) HENSON, I. E., JENSEN, C. R. and TURNER, N. C. (1989) Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. I. Shoot response to soil water deficits. *Aust. J. Plant. Physiol.* **16**: 401~413.
- (8) ISHIHARA, K. and HIRASAWA, T. (1978) Relationship between leaf and xylem water potentials in rice plants. *Plant Cell Physiol.* **19**: 1289~1294.
- (9) JARVIS, P. G. (1976) The interpretation of variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* **273**: 593~610.
- (10) KAUFMANN, M. R. (1982) Leaf conductance as a function of photosynthetic photon flux density and absolute humidity difference from leaf to air. *Plant Physiol.* **69**: 1018~1022.
- (11) KAUFMANN, M. R. (1982) Evaluation of season, temperature, and water stress effects on stomata using a leaf conductance model. *Plant Physiol.* **69**: 1023~1026.
- (12) 小林達明・増田拓朗・小橋澄治 (1989) モウソ砂地に

- おけるハンリュウの大枝じかざし造林の立地と生育の関係. 日本緑化工学会誌 15(2): 1~8.
- (13) 小林達明・増田拓朗・小橋澄治・吉川 賢 (1988) 旱柳 (*Salix matsudana* KOIDZ.) の立地と蒸散, 吸水特性, 成長量との関係—毛烏素沙地における野外測定から. 緑化研究 10: 111~139.
- (14) KOZLOWSKI, T. T., KRAMER, P. J. and PALLARDY, S. G. (1991) The physiological ecology of woody plants. 655pp, Academic Press, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto.
- (15) KRAMER, P. J. (1986) Water relations of plants. Academic Press. 石原 邦・倉石 晋・田崎忠良・橋本 康 訳 (1983) 水環境と植物. 506pp, 養賢堂, 東京.
- (16) LANGE, O. L., LÖSCH, R., SCHULZE, E. -D. and KAPPEN, L. (1971) Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100: 76~86.
- (17) MARSHALL, J. D. and WARING, R. H. (1984) Conifers and broad leaf species. Stomatal sensitivity differs in western Oregon. *Can. J. For. Res.* 14: 905~908.
- (18) 増田拓朗・小林達明・森本幸裕・吉川 賢 (1988) 中国毛烏素沙地における土壌水分条件と旱柳の根系分布について. 造園雑誌 51 (5): 126~131.
- (19) MORROW, P. A. and MOONEY, H. A. (1974) Drought adaptations in two Californian evergreen sclerophylls. *Oecologia* 15: 205~222.
- (20) SANDFORD, A. P. and JARVIS, P. G. (1986) Stomatal response to humidity in selected conifers. *Tree Physiol.* 2: 89~103.
- (21) SCHULTE, P. J. and HINCKLEY, T. M. (1987) Absciscic acid relations and the response of *Populus tri-chocarpa* stomata to leaf water potential. *Tree Physiol.* 3: 103~113.
- (22) SCHULZE, E. -D. and KUPPERS, M. (1979) Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L. *Planta* 146: 319~326.
- (23) SCHULZE, E. -D., LANGE, O. L., BUSCHBOM, U., KAPPEN, L. and EVENARI, M. (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108: 259~270.
- (24) SENA GOMES, A. R., KOZLOWSKI, T. T. and REICH, P. B. (1987) Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. *catongo* seedlings to air humidity. *New Phytol.* 107: 591~602.
- (25) THOMPSON, D. R. and HINCKLEY, T. M. (1977) A simulation of white oak based on soil moisture and atmospheric evaporative demand. *Can. J. For. Res.* 7: 400~409.
- (26) TURNER, N. C., SCHULZE, E. -D. and GOLLAN, T. (1984) The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia* 63: 338~342.
- (27) TURNER, N. C., SCHULZE, E. -D. and GOLLAN, T. (1985) The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia* 65: 348~355.
- (28) VAN DEN HONERT, T. H. (1948) Water transport in plants as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.* 3: 146~153.
- (29) WHITEHEAD, D., OKALI, D. U. U. and FASEHUN, F. E. (1981) Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.* 18: 571~587.
- (30) YAHATA, H. (1987) Water relations characteristics of *Cryptomeria japonica* D. DON (VI). A simulation model of water regime using the parameters obtained by the P-V curve technique. *J. Fac. Agric., Kyushu Univ.* 31 (3): 235~245.
- (31) 山岡 清・谷川原祐介 (1983) マイコンによる薬物速度論入門. 234pp, 南江堂, 東京.
- (32) 吉川 賢・小林達明・小橋澄治 (1992) 中国の半乾燥地帯に生育する樹木の葉の水分特性. 日本緑化工学会誌 17 (2): 85~93.
- (33) ZHANG, J., SCHURR, U. and DAVIES, M. J. (1987) Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. *J. Exp. Bot.* 38: 1174~1181.

(1991年12月18日受理)