

コナラの陽葉と陰葉における葉の通水コンダクタンスの光感受性

原山尚徳・石田 厚 (森林総研)

要旨：異圧葉を持つコナラ (*Quercus serrata*) の陽葉と陰葉について、維管束鞘延長部 (BE) の発達程度の差異、および葉の通水コンダクタンス (K_{leaf}) の光感受性を調べた。陽葉は陰葉よりも葉脈密度が高く、BE が葉身に占める面積割合が 1.3 倍高かった。弱光条件下で測定した K_{leaf} は陰葉よりも陽葉の方が高かった。陽葉、陰葉ともに、弱光条件下にある葉に強光を照射すると、 K_{leaf} はすぐに増加し、30 分後には強光照射前の 2 倍程度まで増加した。消灯し弱光条件下に戻ると、 K_{leaf} は 5 分以内に低下し始めた。葉を照射したときの K_{leaf} の増加量は、陽葉の方が陰葉よりも約 1.5 倍高かった。こうした結果は、陽葉の方が、強光照射時に急速に葉の通水性が高まることによって葉の脱水を遅らせ、気孔開口やガス交換を維持する能力が高いことを示唆している。

キーワード：異圧葉、維管束鞘延長部、ガス交換、葉の通水性

I はじめに

近年、葉の通水性が個葉のガス交換能力に影響を及ぼす重要な生理生態学的特性として注目されるようになってきている (3)。葉に光が照射されたとき葉の通水性が増加するかどうかに関してはこれまで議論が分かれていたが、最近の研究では、葉脈内の維管束を取り囲む細胞層である維管束鞘が葉の表皮まで伸びている (すなわち維管束鞘延長部 (bundle sheath extension, 以下 BE) が発達している) 異圧葉で、より明瞭な光感受性を示すことが示唆された (4)。生育する光環境の違いによって、葉の構造が変化することは良く知られる現象であるが、その一つに、陽葉の方が陰葉よりも密な葉脈を持つという特性がある。では、異圧葉の陽葉と陰葉では、葉脈の周囲に形成される BE の発達度合いが異なり、結果として葉の通水性の光感受性が異なるだろうか？そこで本研究では、異圧葉を持つコナラ (*Quercus serrata* Thunb.) の陽葉と陰葉について、BE 発達の差異、および葉の通水性の指標となる葉の通水コンダクタンス (K_{leaf}) の光感受性の差異を調べた。

II 材料と方法

研究には、茨城県つくば市の森林総合研究所構内に生育するコナラ 2 個体 (胸高直径が 41cm と 23cm) を用いた。測定は 2009 年 8 月と 9 月に行った。午前 9 時までに、日当たりの良い場所と悪い場所に生育するシュートを高枝切りバサミで剪定し、直後に水切りした。剪定したシュートを、枝元を水につけた状態で実験室に持ち帰った。

K_{leaf} の測定には、減圧チャンバー法 (2, 詳細は 1 を参照) を一部改良した方法を用いた。一般に減圧チャン

バー法では、葉を数段階に分けて減圧し K_{leaf} を算出する。しかし今回は、 K_{leaf} の光感受性を測定するために、葉を一定の力 ($P_c = 0.04 \text{ MPa}$ または 0.05 MPa) で減圧した状態に保ち、次式より K_{leaf} を算出した。

$$K_{\text{leaf}} = F / P_c / A_1$$

ここで、 F は単位時間当たり葉へ流入した KCl 溶液量、 P_c は課した負圧、 A_1 は葉面積を示す。 K_{leaf} の測定は 30 秒間隔で 60 分間行った。陽葉、陰葉ともに 5 枚について、室内光 ($\text{PPFD} < 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) で K_{leaf} を測定した。また、陽葉、陰葉ともに 7 枚について、室内光で 10 分間 K_{leaf} を測定した後、照明装置 (MHAB-150W と MRG75-1000S, モリテックス) で葉に強光 ($\text{PPFD} = 800\text{-}1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) を照射しながら 30 分間 K_{leaf} を測定した。その後、消灯し再度室内光下で 10 分間 K_{leaf} を測定した。今回の方法で測定した K_{leaf} の値は、従来の方法よりも若干高くなる傾向にある。測定中は葉を水中に沈め、強光照射による葉温の上昇を 1°C 以下に抑えた。測定終了後、葉面積計 (LI-300A, ライカー社) で A_1 を、マイクロメーター (CLM1-15QM, Mitutoyo) で葉身の厚さを測定した。また、試料葉からリーフディスク ($30 \text{ mm}^2 \times 9$ 枚) を採取し、乾燥させ (70°C , 48 時間以上)、単位葉面積当たりの葉乾重 (LMA) を算出した。

試料葉に隣接する葉を、陽葉、陰葉ともに 10 枚採取し、光学顕微鏡を用いて葉表面のカラーデジタル画像 (40 倍) を撮影した。画像解析ソフト (Image J 1.42) を用いて、撮影したデジタル画像を白黒画像に変換後、二値化処理し、葉画像中の白い部分の面積 (A_w) を測定した。 A_w を画像面積で除して BE 面積割合を算出した。また、画像に写っている全細脈長を測定した後、画像面積で除

Hisanori HARAYAMA and Atsushi ISHIDA (For. and Forest Prod. Res. Inst., Matsunosato 1 Tsukuba Ibaraki 305-8687)

Light response of leaf hydraulic conductance in sun and shade leaves of *Quercus serrata*.

して細脈密度を算出した。

III 結果

試料葉は、陽葉のほうが陰葉よりも葉が厚く、LMAが高かった(表-1)。これは、陽葉、陰葉の一般的な特徴である。BEは陽葉のほうが陰葉よりも発達しており(図-1)、陽葉のほうが細脈密度、BE面積割合ともに30%程度高かった(表-1)。

室内光で測定した時の K_{leaf} は、陽葉、陰葉ともに減圧開始からほぼ一定の値で推移した(図-2)。葉に強光を照射すると、 K_{leaf} は直ちに増加し始め、30分後には、陽葉では照射前の2.0倍、陰葉では1.7倍に達した。消灯すると、 K_{leaf} は5分以内に低下し始めた。陽葉と陰葉の K_{leaf} の値を比較すると、弱光条件、強光条件ともに、陽葉のほうが陰葉よりも高かった。強光照射時の K_{leaf} の増加量は、陰葉よりも陽葉のほうが大きかった(それぞれ約 $20 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ 、約 $30 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)。

IV 考察

今回、BEがより発達している陽葉で K_{leaf} の光感受性がより顕著に現れた。過去の研究において、BEの存在しない等圧葉では K_{leaf} の光感受性は乏しく、BEが存在する異圧葉では顕著であることが示されている(4)。従って、これらの結果は、BEが K_{leaf} の光感受性に重要な役割を果たしていることを示している。BEは光を通して(6)、光は細胞膜の通水をつかさどるアクアポリンの活性を高めることから(5)、光が葉に強光が照射されると、BE自身やBEに隣接する細胞の通水性が高まり、結果として葉全体の通水性が高まるのかもしれない。

葉の通水性が増加すると葉肉細胞への水分供給が改善されるので、葉は葉の水ポテンシャルを低下させずに気孔を開口しガス交換することができる(3)。従って、陽葉における K_{leaf} の顕著な光感受性は、陽葉の高い蒸散要求に対応した特性の一つかもしれない。また、 K_{leaf} のすばやい光反応は、暗い条件に生育する陰葉にサンフレックスが照射されたときの、急速な気孔開口につながっている可能性がある。

引用文献

- (1) 原山尚徳・上村 章・石田 厚 (2009) 減圧チャンバー法を用いた葉の通水コンダクタンスの測定. 日本生態学会誌 **59**:29-38.
- (2) NARDINI A., TYREE M. T. and SALLESO S. (2001) Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its impact on leaf hydraulics. *Plant Physiol.* **125**: 1700–1709.

(3) SACK L. and HOLBROOK N. M. (2006) Leaf Hydraulics. *Ann. Rev. Plant Biol.* **57**: 361–381.

(4) SCOFFONI C., POU A, AASAMAA K and SACK L. (2008) The rapid light response of leaf hydraulic conductance: new evidence from two experimental methods. *Plant Cell Environ.* **31**: 1803–1812.

(5) VOICU M. C. Z., ZWIAZEK J. J. and TYREE M. T. (2008) Light response of hydraulic conductance in bur oak (*Quercus macrocarpa*) leaves. *Tree Physiol.* **28**: 1007–1015.

(6) ZWIENIECKI M A., BRODRIBB T. J. and HOLBROOK N. M. (2007) Hydraulic design of leaves: insights from rehydration kinetics. *Plant Cell Environ.* **30**: 910–921.

表-1. 陽葉と陰葉の葉特性比較 (平均値±SEM)

葉特性	陽葉	陰葉	※有意差
葉厚(mm)	0.21±0.01	0.16±0.00	***
LMA(g m ⁻²)	78.3±2.1	33.9±1.0	***
細脈密度(mm mm ⁻²)	9.49±0.14	7.24±0.22	***
BE面積割合(%)	20.6±0.8	15.8±0.9	***

※マン・ホイットニーのU検定, *: P<0.05, **: P<0.01, ***: P<0.001

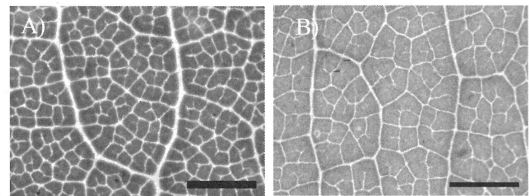


図-1. 陽葉 (A) と陰葉 (B) における葉表面の光学顕微鏡写真. 図中のバーの長さは1 mm. 白い部分が維管束鞘延長部

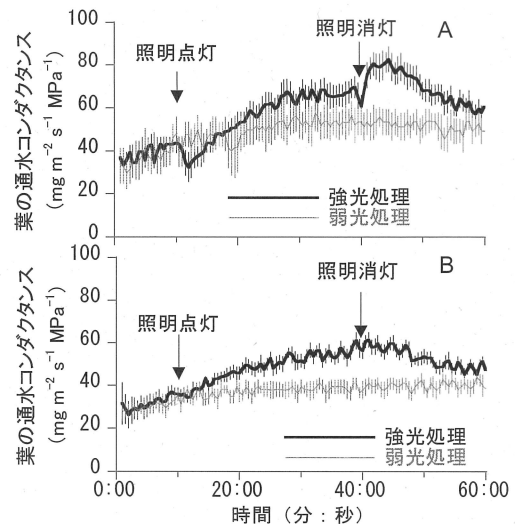


図-2. 陽葉 (A) と陰葉 (B) における葉の通水コンダクタンスの光反応 (平均値±SEM). 強光処理のみ照明を点消灯した