

コナラ属3種における葉のガス交換と葉の通水コンダクタンスの季節変化

原山尚徳・石田 厚 (森林総研)

要旨：コナラ属3種、常緑樹のアカガシ (*Quercus acuta*)、アラカシ (*Q. glauca*)、および落葉樹のコナラ (*Q. serrata*) について、個葉の日中の最大光合成速度、気孔コンダクタンス、葉の通水コンダクタンス、および葉緑素量の季節変化を測定した。常緑樹については当年生葉とともに1年生葉も測定した。3樹種間で季節変化の傾向は異なるものの、光合成速度と気孔コンダクタンスの季節変化は同じような変化を示し連動性が高かった。一方、光合成速度の季節変化は、葉緑素量の季節変化との連動性に乏しかった。気孔コンダクタンスと葉の通水コンダクタンスの季節変化の間には、3樹種ともに有意な正の相関が認められた。葉の通水性の季節変化が気孔の開閉に影響し、結果として光合成能力の季節変化に影響を及ぼしている可能性がある。

キーワード：気孔コンダクタンス、気孔制限、光合成速度、葉の通水コンダクタンス

I はじめに

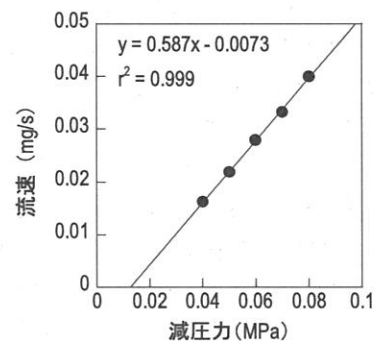
個葉の最大光合成速度 (光合成能力) は、葉の個体発生や環境条件の変化などによって季節的に変化する。例えば落葉樹では、葉の成熟や老化・落葉に伴う窒素やクロロフィル濃度の変化によって葉の光合成能力が変化する (6, 14)。また、生化学的に光合成能力が高い葉でも、気孔が十分に開かれない場合にはCO₂の取り込みが制限され光合成速度が低下する (5)。この現象は気孔制限と呼ばれ、光合成能力の季節変化を引き起こす重要な要因の一つとなる (4)。

気孔の開閉には、植物体の通水性が大きな影響を及ぼす (13)。特に葉の通水部分は植物体全体の通水の中でボトルネックの存在となっており、植物体全体の通水を考える上で重要な器官である (11)。熱帯や温帯域に生育する針葉樹、被子植物、シダ植物の葉の通水性を調べた研究では、葉の通水性が高い樹種ほど気孔コンダクタンスが高い傾向にあった (3)。また、葉の通水性を実験的に低下させた研究では、葉の水分状態の変化がなくても葉の通水性の低下によって気孔が開鎖した (9)。こうした結果は、葉の通水性の低下が気孔制限の要因となり、結果として葉の光合成能力の低下に重要な影響を持つ可能性があること意味している。しかしながら、葉の通水性を通年にわたり測定した例は少なく、葉の通水性が気孔の開閉や光合成能力の季節変化に与える影響はよくわかっていない。そこで、本研究では、日本の代表的な木本属の一つであるコナラ属の3樹種を用いて、葉の通水性、光合成能力、気孔コンダクタンスの季節変化を調べ、葉の通水性の季節変化と気孔制限の関係を明らかにすることを目的とした。

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属3種、常緑樹のアカガシ (*Quercus acuta* Thunb.)、アラカシ (*Q. glauca* Thunb.)、落葉樹のコナラ (*Q. serrata* Thunb.) を用いた。日当たりの良い場所に生育する個体を各樹種につき1から3個体選んだ。ガス交換の測定や試料の採取にはローリングタワーを用い、地上約3 mの位置に生育する陽葉について測定した。葉の通水コンダクタンス、およびガス交換特性の測定を、十分に葉が展開した5月末から年間を通じて測定した。常緑樹種では、当年生葉と1年生葉について測定した。

1. 葉の通水コンダクタンスの測定 各樹種4~6本のシュートの6枚の葉について、葉の通水コンダクタンス (K_{leaf}) を、Vacuum チャンバー法 (7, 10) を用いて測定した。実験前日の夕方に日当たりの良い場所に生育するシュートを採取し、実験室内で一晩吸水させた。採取したシュートから、葉を脱イオン水内で剪定した。0.2 μmのフィルターで吸引る過し、その後十分脱気した30 mM塩化カリウム (KCl) 溶液で満たしたシリコンチューブ



図一 減圧力と葉へ流れ込む水の流速の関係

Hisanori HARAYAMA and Atsushi ISHIDA (For. and Forest Prod. Res. Inst., Matsunosato 1 Tsukuba Ibaraki 305-8687) Seasonal variations in leaf gas exchange and leaf hydraulic conductance of three *Quercus* species.

を剪定した葉の葉柄とつなぎ、チューブにつないだ葉をチャンバー内に設置した。葉と接続していない方のチューブの先端を前述のKCl溶液が入った容器の中に設定し、容器を電子天秤（最小値 0.1 mg）に設置した。チャンバーや電子天秤内に湿らせたろ紙を置き、葉や容器からの蒸発散を防いだ。真空ポンプを用いてチャンバー内を 0.025 から 0.08 MPa の間の 5 段階で減圧し、KCl 溶液の入った容器の重さを 1 分間隔で測定することによって、それぞれの減圧力 (P) における葉へ流れ込んだ KCl 溶液の流速 (F) を測定した。ただし、減圧力の最小値は、 F が 1.0 mg min^{-1} 以上になるよう樹種や季節によって調節した。 P に対する F の値をプロットし、直線の傾きから通水コンダクタンス (K) を算出した (図-1)。測定後、葉面積計 (LI-300A, ライカー社) を用いて試料の葉面積を測定し、葉面積あたりの葉の通水コンダクタンス (K_{leaf}) を算出した。

2. ガス交換特性の測定 葉の通水コンダクタンス測定と同時期のよく晴れた日の日中 (10~14 時) に、各樹種 4~7 本のシュートの 7 枚の葉について、飽和光 (PPFD = $2000 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) での最大光合成速度 (A_{max}) と気孔コンダクタンス (g_s) を測定した。測定には携帯式光合成蒸散測定装置 (LI-6400, ライカー社) を用いた。チャンバー内の CO_2 濃度は 360 ppmv, 気温・湿度は未制御とした。測定した葉の葉緑素量を SPAD (コニカミノルタ) を用いて測定した。

III 結果

1. アカガシの季節変化 アカガシにおける、SPAD 値 (葉緑素量指示値), 最大光合成速度 (A_{max}), 気孔コンダクタンス (g_s), および葉の通水コンダクタンス (K_{leaf}) の季節変化を図-2 に示す。ただし、葉齢に伴う変化がわかるように当年生葉と 1 年生葉の点をつなぎ、展葉終了から約 20 ヶ月間のデータとして模式化した。SPAD 値は、測定を開始した葉の展開終了直後の 5 月に低い値を示した他は、ほぼ 40 から 45 の範囲で推移し、大きな季節変化は示さなかった。また、当年生葉と 1 年生葉の間に SPAD 値の差は認められなかった。当年生葉の A_{max} は、葉の展開終了直後の 5 月に最低値を示した後、夏まで急激に増加し 8 月に最大値を示した。その後、秋まで高い値で推移した後、冬に大きく低下した。1 年生葉の A_{max} は明瞭な季節変化は認められず、低い値で推移した。当年生葉の g_s は、葉の展開終了直後の 5 月に最低値を示した後、8 月まで急激に増加し最大値となり、その後冬まで大きく低下した。1 年生葉では、 g_s は比較的低い値で

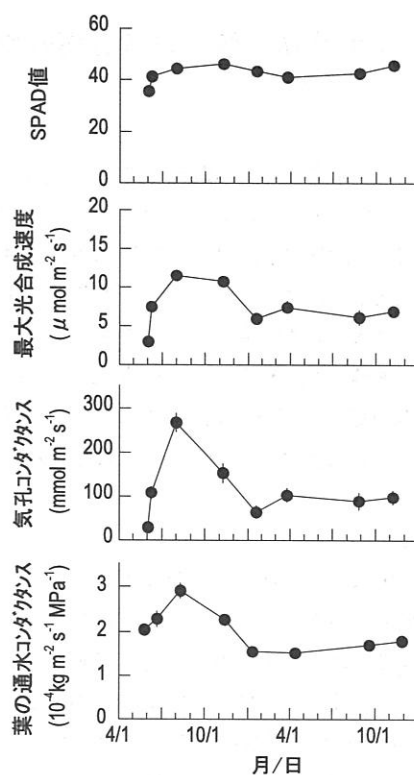


図-2. アカガシにおける SPAD 値, 最大光合成速度, 気孔コンダクタンス, および葉の通水コンダクタンスの季節変化 (平均値±SE)

推移した。 K_{leaf} は、葉が展開して間もない 5 月に低く、夏にかけて増加した後、冬まで低下し、その後低い値で推移した。

2. アラカシの季節変化 アラカシにおける、SPAD 値, A_{max} , g_s , および K_{leaf} の季節変化を図-3 に示す。ただし、図-2 と同様、葉齢に伴う変化がわかるように模式化した。SPAD 値は、アカガシ同様、展葉終了間もない 5 月を除けば、目立った季節変化は認められなかった。 A_{max} は展葉終了から約 1 ヶ月後の 6 月に最大となり、その後、夏, 秋, 冬にかけて緩やかに低下した。1 年生葉の A_{max} は比較的低い値で推移した。 g_s は A_{max} とほぼ同じ変化を示した。すなわち展葉終了から 1 ヶ月後の 6 月に最大となり、夏, 秋, 冬と低下し、1 年後以降は低い値で推移した。 K_{leaf} は、展葉終了直後の 5 月に最大値を示し、その後、次の年の 4 月まで緩やかに低下した。1 年生葉の K_{leaf} は低い値で推移した。

3. コナラの季節変化 コナラにおける、SPAD 値, A_{max} , g_s , および K_{leaf} の季節変化を図-4 に示す。SPAD 値は、葉の展開終了直後の 5 月から 8 月にかけて緩やかに増加し、落葉時期の 12 月に大きく低下した。 A_{max} と g_s は、葉の展開終了直後の 5 月から 6 月にかけて増加、最大値

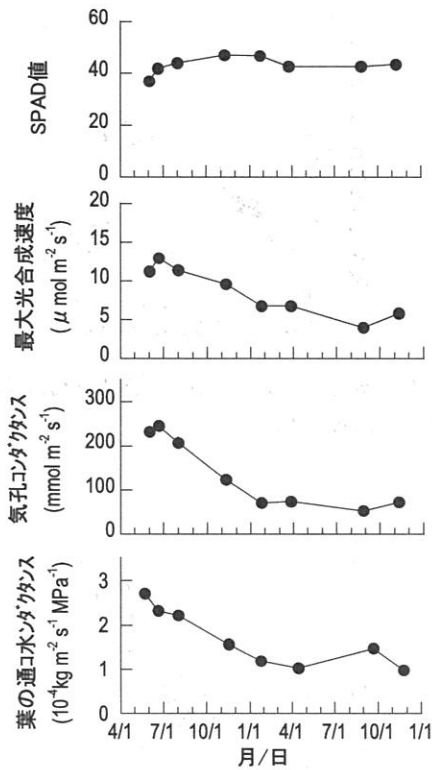


図-3. アラカシにおける, SPAD 値, 最大光合成速度, 気孔コンダクタンス, および葉の通水コンダクタンスの季節変化 (平均値±SE)

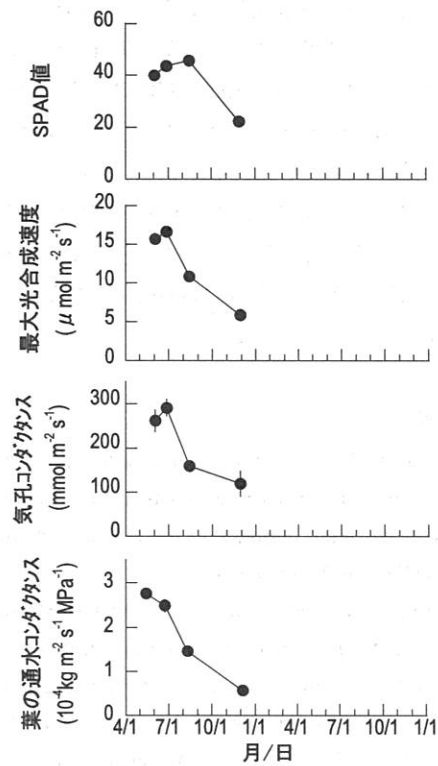


図-4. コナラにおける, SPAD 値, 最大光合成速度, 気孔コンダクタンス, および葉の通水コンダクタンスの季節変化 (平均値±SE)

を示し, その後8月, 12月と急激に低下した。K_{leaf}は, 展葉終了直後の5月に最大値を示し, 6月には緩やかに低下した後, 8月, 12月と急激に低下した。

4. 葉緑素量, ガス交換特性, 葉の通水コンダクタンスの関係 アカガシでは, SPAD 値と A_{max} の間に正の相関関係が認められたが (直線回帰, r² = 0.55, P = 0.036), アラカシとコナラでは有意な相関は認められなかった (アラカシ; P = 0.485, コナラ; P = 0.234)。一方, A_{max} と g_s の間には, 3 樹種すべてにおいて強い正の相関関係が認められた (図-5, 直線回帰, アカガシ; r² = 0.85, P = 0.001, アラカシ; r² = 0.92, P < 0.001, コナラ; r² = 0.95, P = 0.027)。また, K_{leaf} と g_s の間にも, 3 樹種すべてにおいて, 正の相関関係が認められた (図-6, 直線回帰, アカガシ; r² = 0.88, P = 0.001, アラカシ; r² = 0.92, P < 0.001, コナラ; r² = 0.91, P = 0.048)。

IV 考察

1. ガス交換の季節変化と葉の通水性の関係 アカガシ, アラカシ, コナラ, いずれの樹種においても, A_{max} と g_s の季節変化に強い連動性が認められた。また, 葉の展開直後を除けば, K_{leaf} と g_s は同じような季節変化を示した。

こうした結果は, これらの生理特性が相互に関連して季節変化していることを示している。K_{leaf} が低下すると葉の水ポテンシャル (Ψ_{leaf}) が低下し, Ψ_{leaf} の過度な低下は気孔の閉鎖を引き起こす (II 参照)。熱帯の乾燥落葉樹種では, 葉脈道管の通水性の低下が, 葉の老化時期の光合成能力の低下の要因となっている可能性が示されている (2)。今回 Ψ_{leaf} を測定していないが, 研究した3種では, K_{leaf} の変化が Ψ_{leaf} を通じて g_s や A_{max} の季節変化に影響を及ぼしていた可能性がある。言い換えれば, K_{leaf} の変化が気孔制限を通じた光合成能力の季節変化の要因の一つになっているのかもしれない。また, 当年生葉と1年生葉の葉緑素量に差が認められなかったことから, 1年生葉の光合成能力が当年生葉よりも低かったのも, 葉齢間における葉の通水性の差が要因の一つになっている可能性がある。

一方, 葉が展開した直後では, 常緑種, 落葉種にかかわらず K_{leaf} の変化と g_s や A_{max} の変化は一致しなかった。また, コナラでは落葉時期には SPAD 値と K_{leaf} が共に大きく低下した。今回研究した3樹種では, 葉の展開期や落葉期には, 葉緑素量の変化が葉の光合成能力を決定する大きな要因になっていたといえる。

2. 葉の通水性の季節変化 研究した3樹種では、葉の通水性は大きく季節変化した。落葉樹種の葉の通水性を調べた研究では、葉の通水性の個体発生的な変化は、柔細胞の細胞壁やプロトプラストの通水性の変化によって決まると報告されている(1)。一方、葉脈道管でのエンボリズムとリフィル(8)や、チロースによる閉塞(12)によっても、葉の通水性は変化する。今後、葉の通水部分のどの部分の変化によって葉の通水性が変化したのかを明らかにしていく必要がある。

引用文献

- (1) AASAMAA K. NIINEMETS Ü. and SÖBER A. (2005) Leaf hydraulic conductance in relation to anatomical and functional traits during *Populus tremula* leaf ontogeny. *Tree Physiol.* **25**:1409-1418.
- (2) BRODRIBB T. J. and HOLBRROK N. M. (2003) Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytol.* **158**:295-303.
- (3) BRODRIBB T. J., HOLBROOK N. M., ZWIENIECKI M. A. and PALMA B. (2005) Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytol.* **165**:839-846.
- (4) GRASSI G. and MAGNANI F. (2005) Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell Environ.* **28**:834-849.
- (5) JONES H. G. (1998) Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. Exp. Bot.* **49**:387-398.
- (6) KOIKE T. (1990) Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiol.* **7**:21-32.
- (7) KOLB K. J., SPERRY J. S. and LAMONT B. B. (1996) A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *J. Exp. Bot.* **47**:1805-1810.
- (8) LO GULLO M. A., NARDINI A., TRIFILÒ P. and, SALLESO S. (2003) Changes in leaf hydraulics and stomatal conductance following drought stress and irrigation in *Cretonia siliqua* (Carob tree). *Physiol. Plant.* **117**:186-194.
- (9) NARDINI A., and SALLESO S. (2003) Effects of the experimental blockage of the major veins on hydraulics and gas exchange of *Prunus laurocerasus* L. leaves. *J. Exp. Bot.* **54**:1213-1219.
- (10) NARDINI A., TYREE M. T. and SALLESO S. (2001) Xylem cavitation in the leaf of *Prunus laurocerasus* and its

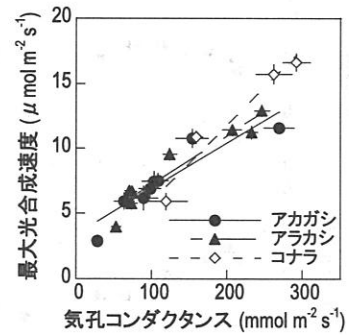


図-5. 気孔コンダクタンスと最大光合成速度の関係 (平均値±SE)

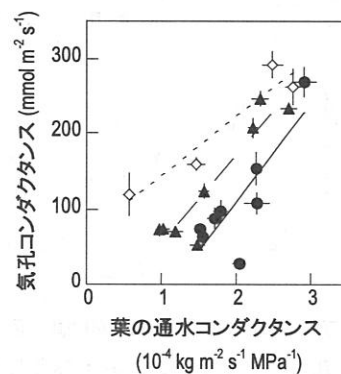


図-6. 葉の通水コンダクタンスと気孔コンダクタンスの関係 (平均値±SE, 記号は図-5に同じ)

impact on leaf hydraulics. *Plant Physiol.* **125**:1700-1709.

- (11) SACK L. and HOLBROOK N. M. (2006) Leaf hydraulics. *Ann. Rev. Plant Biol.* **57**:361-381.
- (12) SALLESO S., NARDINI N., LO GULLO M. A. and GHIRARDELLI L. A. (2002) Changes in stem and leaf hydraulics preceding leaf shedding in *Castanea sativa* L. *Biol. Plant.* **45**:227-34.
- (13) SPERRY J. S. (2000) Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agr. For. Met.* **104**:13-23.
- (14) YASUMURA Y., HIKOSAKA K. and HIROSE T. (2006) Seasonal changes in photosynthesis, nitrogen content and nitrogen partitioning in *Lindera umbellata* leaves grown in high or low irradiance. *Tree Physiol.* **26**:1315-1323.