

ヒノキ科樹木の鱗状葉の形態と生理的機能に関する研究

神戸大学 農学部 資源生命科学科
新良貴歩美

1.はじめに

近年、庭木や緑化樹として針葉樹の園芸品種の“コニファー”が人気である。樹形が美しく、葉の色彩が豊富で、樹高が低いため手入れしやすいといった特徴があり、神戸市内でも広く植えられている(写真 1)。一方で、“コニファー”的葉が枯れている様子もしばしば目にする(写真 2)。“コニファー”的多くはヒノキ科であり、ヒノキ科の鱗状葉は分枝に葉が十字に密着しており、枝と葉の中間的な形態をしている。鱗状葉は枝と葉の区別が難しく、原種のヒノキでさえ生育特性に関する研究例は少ないため、ヒノキ科樹木の生理生態学的知見が求められている。樹木では、光環境や水環境に対して葉の形態が変化し、そのことが光や水といった資源の獲得に影響するため、形態と関連付けて生理機能を解明することが必要である(鍋嶋・石井 2008; Ishii *et al.* 2014)。そこで本研究では、ヒノキ科樹木の形態と生理機能の関係を明らかにするために、基礎研究としてヒノキを用いて実験を行った。



写真 1. 神戸市内の“コニファー”植栽



写真 2. “コニファー”的葉枯れの様子

2.調査対象木

調査は、滋賀県大津市北西部に位置する比叡山延暦寺所有の 100 年生ヒノキ造林地(北緯 35° 5'28", 東経 135° 50'5")にて行った。調査地の年平均気温は 11°C、年間降水量は約 1500mm である。調査地は奥比叡山ドライブウェイから横高山山頂付近にわたっており、標高は 680~765m である。樹種は 100 年生のヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)が中心で、斜面上部でアセビ(*Pieris japonica*)が点在し、斜面下部ではスギ(*Cryptomeria japonica*)が植栽されている。調査対象は、造林地に植栽された樹高約 26m のヒノキ 3 個体である。以下、樹木の個体番号を①②③で示す。

3.調査方法

ロープを使って木に登り、樹冠の最上部と最下部からそれぞれ長さ 30~50cm の枝を 6 枝採取した。それらを実験室に持ち帰り、以下の測定項目について調べた。全ての測定項目において、4 回分岐した鱗状葉を用いた(写真 3,4)。

形態特性

画像解析ソフト ImageJ(National Institute of Health, USA)を用いて、受光効率の指標である SPAR、分岐頻度を測定した。また葉の厚さを調べるため、乾燥機にて 65℃で 48 時間乾燥させた後、絶乾重(DW,g)を測定し、LMA (Leaf mass per unit area, g m⁻²)を求めた。

$$\text{SPAR} = \text{葉面積(cm}^2\text{)} / \text{受光面積(cm}^2\text{)}$$

$$\text{分岐頻度(/cm}^2\text{)} = \text{分岐数} / \text{葉面積(cm}^2\text{)}$$

$$\text{LMA(g/m}^2\text{)} = \text{乾重(g)} / \text{葉面積(m}^2\text{)}$$

光環境・光合成特性

魚眼レンズを装着させたデジタルカメラを用いてサンプル採取場所で全天写真を撮影し、Gap Light Analyzer (Ver3.2, Simon Frazer University)を用いて光環境の指標である開空度を算出した。また、携帯型光合成蒸散測定装置(Li-6400, Li-Cor Inc.)を用いて光合成能力を表す最大光合成速度の測定を行った。

水分特性

プレッシャーチャンバー(model 1000, PMS Inc.)による P-V 曲線法(丸山・森川, 1983)を用いて、鱗状葉が萎れる時の相対含水率と水ポテンシャル(吸水力)、飽水時の浸透ポテンシャルを測定し、細胞の弾性率や含水量を算出した。また、水の流れやすさを表す水分通導度を測定した。



写真 3. ヒノキ樹冠上部の鱗状葉



写真 4. ヒノキ樹冠下部の鱗状葉

4.結果と考察

異なる光環境における葉の形態の違い

樹冠上部は樹冠下部よりも明るく、鱗状葉は分岐数が多く、厚いことが分かった。ヒノキ鱗状葉は明るい樹冠上部で樹冠下部より葉数が増え、葉の重なりが多いが、分枝が互い違いに配置されるため受光効率はあまり低下しない。つまり、ヒノキ樹冠上部で鱗状葉の分岐頻度が高いことで、受光面積の増大とともに、受光効率が維持されていると考えられる。

また、樹冠上部の鱗状葉は樹冠下部より葉面が傾斜していた(写真 3,4)。葉面傾斜は、明るい環境において強光によるストレスを回避して優れた光合成能を維持するとともに、葉温上昇、蒸散要求量の増大による水分損失が緩和されると考えられている(村岡 2003; Ishii *et al.* 2012)。ヒノキ鱗状葉においても、葉面傾斜によって同様の効果が期待できると考えられる。

葉の光合成特性と形態との関係

樹冠上部は樹冠下部より葉の最大光合成速度が高く、また葉の分岐頻度が高く、厚いほど最大光合成速度は高いということが分かった(図 1)。温暖地に生育するマツ科では、暗い環境より明るい環境の葉は分岐頻度が高く葉寿命が短く、さらに葉寿命が短い葉では窒素利用効率が高いため、光合成速度が高いということが示されている(Niinemets and Lukjanova 2003; Warren 2006)。ヒノキ鱗状葉は構造上葉齢の区別が難しいが、樹冠上部で分岐頻度が高く、新葉の生産量が多いことが観察されたことから葉寿命が短いと考えられ、光合成速度も高くなると考えられる。

また温帯に生育するマツ科では、光環境に適応して樹冠上部の葉が厚くなるとともに、葉肉細胞が増えることで光合成速度が増大すると報告されている(Niinemets *et al.* 2007)。このことから、ヒノキでも樹冠上部の葉は樹冠下部より厚く、葉肉細胞の割合が高くなり、光合成速度が高いと考えられる。

葉の水分特性と形態との関係

萎れ点の水ポテンシャルの結果から、樹冠上部は樹冠下部よりも吸水力が大きく、水ストレスを受けていること、また細胞弾性率の結果から細胞壁が硬いことが分かった。細胞壁が硬いと飽水時に膨張しにくく、高い細胞質濃度が維持され、浸透圧が高くなる。また、硬い細胞は水分損失に対して、細胞壁に働く力(膨圧)が大きく低下する(丸山・森川 1983)。吸水力は浸透圧と膨圧の差であり、ヒノキ樹冠上部の葉の細胞壁が硬く弾性に乏しいことにより、浸透圧が高く、水分損失に対して膨圧が大きく低下することで吸水力を維持していると考えられる。また樹冠上部で樹冠下部より葉面積当たりの水分量が大きいことは吸水力が維持された結果であり、蒸散が維持されていると考えられる。

樹冠上部と樹冠下部で水分通導度は一定であった(図 2)。このことから、樹冠内における生理機能の恒常性が実現されていると考えられる。また、水分通導度が一定の条件では、分岐数が多いほどより少ない力で高い吸水能を実現できると考えられる(図 3, Chen and Cheng 2002)。

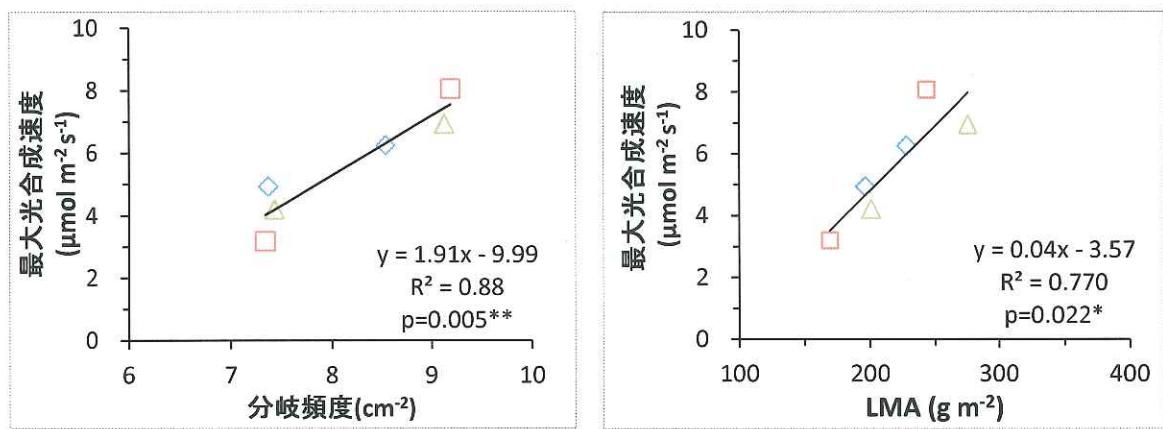


図1. 各形態特性と最大光合成速度の関係 (◇: ①, □: ②, △: ③, 以下同様)
実線は相関がある事、点線は相関がないこと、*は各形態特性による有意差があることを示す。

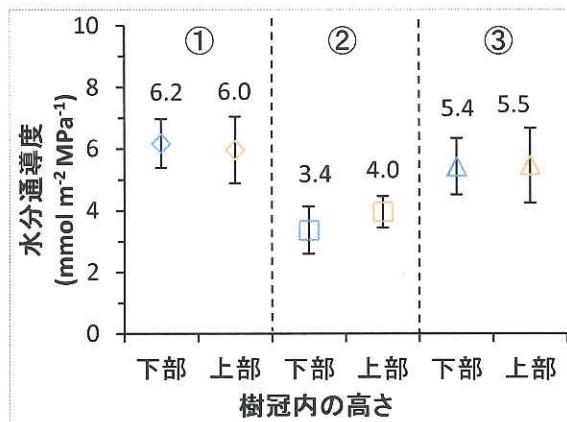


図2.高さによる水分通導度の比較

誤差線は標本標準誤差を示す。

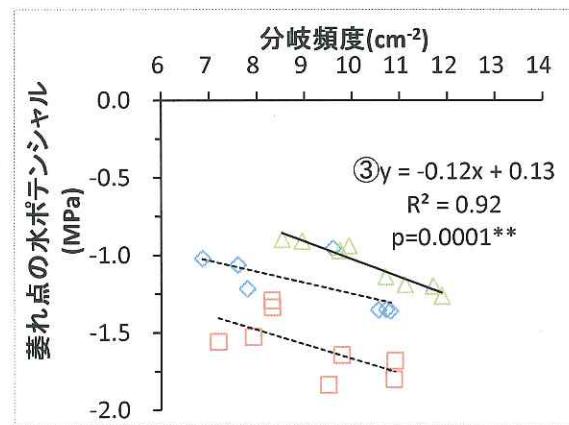


図3. 分岐頻度と萎れ点の水ポテンシャルの関係

実線は相関がある事、点線は相関がないこと、*は分岐頻度による有意差があることを示す。

5.まとめ

本研究の結果から、ヒノキにおいて、明るい樹冠上部の葉は厚く、分岐頻度が高く、最大光合成速度が高いということが分かった。一方で、水ストレスの適応反応として、細胞壁が硬く、浸透圧が高まり、吸水力が維持されていると考えられる。また、樹冠上部の葉の水分通導度は樹冠下部と変わらず、樹冠内における生理機能の恒常性が実現されていると考えられる。さらに、水分通導度が一定の条件下では、樹冠上部で分岐数が多いことが吸水力の増大に寄与していると考えられる。これらのことから、ヒノキでは、光資源は豊富であるが水ストレスを受けている環境において、鱗状葉の形態や機能が変化し、水ストレスが緩和され、高い光合成速度が維持されると考えられる。

ヒノキ科園芸品種の鱗状葉においても、品種によって分岐頻度は様々であり、そのような形態の違いが光環境や水分環境に対する適応に関連していると考えられる。今後は、生理機能と形態との関係から園芸品種の生育特性について解明し、神戸市内における生理・生態的能力に応じた植栽樹種の選定や植栽計画に役立てたい。

引用文献

- Chen Y and Cheng P (2002) Heat transfer and pressure drop in fractal tree-like microchannel nets. International Journal of Heat and Mass Transfer 45: 2643-2648
- Isii H, Azuma W, Kuroda K and Sillett SC (2014) Pushing the limits to tree height: could foliar water storage compensate for hydraulic constraints in *Sequoia sempervirens*? Functional Ecology 28: 1087-1093
- Ishii H, Hamada Y and Utsugi H (2012) Variation in light-intercepting area and photosynthetic rate of sun and shade shoots of two *Picea* species in relation to the angle of incoming light. Tree Physiology 32: 1227-1236
- 村岡裕由 (2003) 光をもとめる植物のかたち：枝葉の空間配置と光の獲得(光と水と植物のかたち, 種生物学会編, 文一総合出版). 45-46
- 丸山温・森川靖 (1983) 葉の水分特性の測定-P-V曲線法- 日本森林学会誌 65:23-28
- 鍋嶋絵里・石井弘明 (2008) 樹高成長の制限とそのメカニズム 日本森林学会誌 90: 420-430 · Niinemets Ü and Lukjanova A (2003) Total foliar area and average leaf age may be more strongly associated with branching frequency than with leaf longevity in temperate conifers. New Phytologist 158: 75-89
- Niinemets Ü and Lukjanova A, Turnbull MH and Sparrow AD (2007) Plasticity in mesophyll volume fraction modulates light-acclimation in needle photosynthesis in two pines. Tree Physiology 27: 1137-1151
- Warren CR (2006) Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster*? Trees 20: 157-164