

葉面吸収に関わる葉の生理, 形態, 物理的特性の種間比較

才木真太郎¹・森英樹¹・南光一樹¹・小黑芳生¹・黒川紘子¹

1 国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所

要旨：樹木は土壌からだけでなく葉の表面からも吸水を行っており、この葉面吸水 (FWU) が樹木の成長や生存に影響することが近年の研究から明らかになってきた。しかし、FWU と植物の形態や生理特性との関係性に統一的な見解は未だない。そこで本研究では、FWU に関わる葉や幹の形態形質 (葉の厚さや材密度など)、葉の化学成分、物理形質 (葉の撥水性)、生理形質 (クチクラ蒸散) を測定した。その結果、葉の形態形質と生理特性の種間差に統計的に有意な相関関係はなかったが、葉の濡れやすさの指標となる撥水性や葉の乾きやすさの指標となるクチクラ蒸散は樹種によって異なっていた。

キーワード：葉面吸水, 撥水性, クチクラ蒸散, 温帯落葉樹, 小川試験地

Interspecific comparison of leaf physiology, morphology and physical characteristics related to foliar water uptake

Shin-Taro SAIKI¹, Hideki MORI¹, Kazuki NANKO¹, Michio OGURO¹, Hiroko KUROKAWA¹

1 Forestry and Forest Products Research Institute

Abstract: Trees absorb water not only from soils but also from leaf surface, and recent studies have shown that this foliar water uptake (FWU) affects growth and survival of trees. However, there is still no unified view on the relationship between FWU and plant morphological and physiological characteristics. In this study, we measured leaf and stem morphological traits (such as leaf thickness and wood density), leaf chemical concentrations, physical traits (leaf water repellency) and physiological traits (cuticular transpiration) related to FWU. Although there were no statistically significant correlations between leaf morphological traits and physiological traits, water repellency and cuticular transpiration differed among tree species.

Key-word: Foliar water uptake, Repellency, Cuticular transpiration, Deciduous tree, Ogawa Forest Reserve

1 はじめに

植物の水資源は土壌水だけなのだろうか？植物は根から吸水し葉を通じて大気へ水を放出することが一般的に知られており、この水の流れを前提として水資源に対する植物応答の研究が行われてきた。しかし近年の研究によって、植物は葉から直接的に多くの水を吸収 (FWU) しており (9)、それによって、葉や枝のセルロースが作られることや (4) 土壌乾燥ストレスが緩和されることが分かってきた (1)。このように、FWU は樹木の成長や生存へ関与しており、第二の水ソースと考えられる (5)。また、世界の多くの地域で、葉の濡れは年間 100 日以上も起こっており (3)、雲霧林から砂漠環境までの幅広いバイオームに生育する植物で FWU が確認されている (5)。このように、FWU は樹木の成長や生存における重要な要素と考えられるが、その具体的な生理メカ

ニズムについて統一的な見解は未だない。

葉の水分生理特性と葉の形態、化学成分には密接な関係性がある。例えば、葉面積当たりの乾燥重量 (LMA) が高い葉は萎れにくいことや (2)、葉の窒素含有量が高いと最大光合成速度が高いことが知られている。しかし、これらの葉の形態と化学成分が FWU に与える影響について調べた研究は少ない。また、FWU は葉の表面に水が付着してから起こる現象であるため、葉の表面の水の付着性の評価が必要である。この水の付着性を評価する物理性質として撥水性が知られているが、FWU と撥水性との関係性については未だ理解が不十分である。そこで本研究では、FWU に関係する葉の形態と生理特性、化学成分、撥水性がどのような関係にあるかを明らかにすることを目的とした。

II 材料と方法

1. 調査地と材料

試料採取は小川ブナ植物群落保護林（茨城県北茨城市関本町小川，N 36° 56′，E 140° 35′，標高 610~660 m，面積約 100 ha）内にある小川試験地（6 ha）を中心に行った。小川試験地とその周辺に生育する 17 樹種（アオハダ，アカマツ，アカシデ，アサダ，イヌブナ，ウリハダカエデ，オオモミジ，オニイタヤカエデ，カジカエデ，クリ，ケヤキ，コナラ，スギ，ヒトツバカエデ，ヒナウチワカエデ，ブナ，ミズナラ）を対象樹種にした。2021 年 8 月 2 日に小川試験地で陽葉のついている枝を 1 種につき 1 本から 3 本採取した。採取した枝はすぐに水中で枝を二度切りし，葉からの蒸散による乾燥の影響を抑えるためビニール袋で覆い，実験室へ輸送した。実験室についた後，再度水中で枝を二度切りした。ただし，アオハダ，アカマツ，カジカエデ，ケヤキ，スギの葉の撥水性の測定には森林総合研究所内の第 1 樹木園（茨城県つくば市松の里 1，N 36° 00′，E 140° 08′，標高 20~25 m，面積 3.28 ha）に生育する個体の枝を用いた。また，ブナの撥水性の測定には小川試験地と第 1 樹木園の両方の個体の枝を用いた。

2. 調査項目

葉の形態特性として葉の厚さ（LT；mm）や面積当たりの乾燥重量（LMA； g m^{-2} ）を，化学成分として葉の全窒素含有量（Leaf N；%）と全炭素含有量（Leaf C；%），枝の形態特性として材密度（WD； g cm^{-3} ）を用いた。これらの形質のデータは小川試験地内に生育するそれぞれの樹種に対し，1 から 3 個体の葉と材を採取し，平均値を用いた。

生理特性として，葉の表面と裏面のクチクラ蒸散（ T ； $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）を測定し，葉の乾きやすさについて評価した。葉のクチクラ蒸散の測定の前に，持ち帰った切り枝は，蒸散を抑制するためビニール袋で覆い暗所で一晩十分に吸水させた。初めに葉柄を剃刀で切り取り，切り口からの水の損失を防ぐためパラフィルムで覆った。その後，葉の表面のクチクラ蒸散を測る場合には，葉の裏面から水損失を抑えるため裏面にワセリンを塗った。葉の裏面のクチクラ蒸散の測定も同様である。そして，葉の重量の継時変化を測定した。室温 25°C，加湿器を用いて湿度を調整して測定した。1 樹種につき，採取した枝からランダムに葉を 6 枚切り取り，表面と裏面それぞれ 3 枚ずつ測定した。ただし，採取した葉の枚数が少なかった，アサダは表面と裏面それぞれ 1 枚ずつ，ウリハダカエデは表面 3 枚のみ測定した。また，アオハダ，カジカエデ，ケヤキ，スギ，ヒトツバカエデは食害痕があり，

食害痕からの水の蒸発の可能性があるため測定しなかった。

葉の物理特性として，葉の表面と裏面のそれぞれの水滴の接触角（それぞれ Adaxial CA，Abaxial CA。単位は °）を 2016 年と 2021 年の二回にわけて接触角計（2016 年は協和界面科学株式会社，DM-701，2021 年は株式会社あすみ技研，接触角計/表面張力計，B100W を用いた）を用いて測定し，撥水性を評価した。2016 年には，アオハダ，アカマツ，カジカエデ，ケヤキ，スギ，ブナを，2021 年にはアカシデ，アサダ，イヌブナ，ウリハダカエデ，オオモミジ，オニイタヤ，クリ，コナラ，ヒトツバカエデ，ヒナウチワカエデ，ブナ，ミズナラの撥水性を評価した。撥水性が低いことは葉が濡れやすいことを意味する。各樹種から 5 枚の葉を採取し，表面と裏面それぞれ接触角を測定した。ただし，ブナは 4 枚の葉で測定した。また，調査を行った 2021 年 8 月では，小川試験地に生育する多くの樹種で葉が食害されていたため，アオハダ，アカマツ，カジカエデ，スギに関しては第 1 樹木園の個体から採取した葉を用いた。

形態形質と生理形質のそれぞれの形質の相関関係の有意性については，ピアソンの相関係数と P 値を統計ソフトウェア R (ver. 3.6.1) を用いて算出した。統計処理に使ったデータは，葉のクチクラ蒸散の測定を行った，アカシデ，イヌブナ，ウリハダカエデ，オオモミジ，オニイタヤカエデ，クリ，コナラ，ヒナウチワカエデ，ブナ，ミズナラのデータを用いた。アサダは葉のクチクラ蒸散を測定しているが表裏それぞれ 1 枚の測定であったため統計処理に用いるデータから取り除いた。

III 結果と考察

葉の形態特性と生理特性との相関関係は，LT と LMA のみ統計的に有意な正の相関関係にあり，葉の表と裏の撥水性やクチクラ蒸散と統計的に有意な相関関係にある形質は見られなかった（表-1）。今回の測定では相関関係が見られなかったが，葉のクチクラ蒸散のデータ数が 10 種と限られているため，今後樹種を増やしていくことでより一般性の高い議論ができるかもしれない。また，クチクラ層や Wax の構造，トライコームの有無などの葉の表面構造に関係する形質を加えることで，撥水性やクチクラ蒸散に関係する形質が見つかるかもしれない。

一方で，葉の表と裏の撥水性は樹種によって大きく異なっていた（図-1）。アカシデ，アオハダ，カジカエデ，オニイタヤカエデのように葉の表と裏で撥水性に明瞭な差が見られない樹種と，アサダ，イヌブナ，コナラ，クリ，ミズナラのように裏面の撥水性が明瞭に高い樹種がいることが分かった。特に，イヌブナ，コナラ，ミズナラのように葉の裏にトライコームがある樹種では葉の裏

面の撥水性は高く水をはじきやすい特性をしていた。そして、多くの樹種では表面の撥水性よりも裏面の撥水性が高い傾向にあることが分かった (図-2)。一般的に気孔は濡れると閉じることが分かっているため、気孔が集中して分布する葉の裏面の撥水性が表面よりも高いことは、光合成の面では有利な特性と考えられるが、FWUにとってどのような効果があるのか今後の研究によって明らかにしていきたい。

葉のクチクラ蒸散も樹種によって大きく異なっていた (図-3)。アサダ、イヌブナ、ブナのように葉の表面のクチクラ蒸散が裏面に比べて顕著に高くなる樹種と、表面と裏面でクチクラ蒸散が同程度の樹種がいることが分かった。葉の裏面のトライコームは境界層コンダクタンスを低くし、クチクラ蒸散を抑えることができるという主張や (6, 8) その逆に効果を見捨てることのできるという主張もある (10)。本研究では、アサダ、イヌブナ、ブナの裏面のクチクラ蒸散が表面に比べて低いことはトライコームの関与も考えられるが、クリ、ミズナラ、コナラのようにトライコームがあるにも関わらずクチクラ蒸散が表と裏で差が無い樹種もいるため、この2つのグループでトライコームの形や密度についてより詳細な観察が必要かもしれない。Ohriら (2007) (9) の研究では、トライコームからの吸水が確認されている。今後、葉の表と裏のクチクラ蒸散の傾向の違いやトライコームの有無や季節変化がどのように FWU と関与するのか検討が必要である。

これらの結果から、今回の対象樹種の間では、葉の濡れやすさの指標となる撥水性や葉の乾きやすさの指標となるクチクラ蒸散は葉の化学成分や形態形質との間に統計的に有意な相関が無いことが明らかになった。一方で、撥水性やクチクラ蒸散は樹種により大きく異なっていた。撥水性やクチクラ蒸散は葉の表面で起こる現象であるため、葉の表皮細胞やクチクラ、トライコームといった葉の表面構造に注目する必要があるかもしれない。今後、葉の表面構造の評価と FWU の実測を行い、FWU と関係する葉の特性を明らかにしていく必要がある。

謝辞：本研究は JSPS 科研費 JP 21H02243, 15H05626 の助成を受けたものです。

文献

(1) Benz BW, Martin CE (2006) Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *J Plant Physiol* 163: 648–656
 (2) Berry ZC et al. (2019) Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. *Plant Cell*

and *Environ* 42: 410–423

(3) Cleiton BE et al. (2013) Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytol* 199: 151–162
 (4) Dawson TE, Goldsmith GR (2018) The value of wet leaves. *New Phytol* 219: 1156–1169
 (5) Goldsmith GR, Matzke NJ, Dawson TE (2013) The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. *Ecology Letters* 16: 307–314
 (6) Kagawa A (2020) Foliar water uptake as a source of hydrogen and oxygen in plant biomass. *bioRxiv*, <https://doi.org/10.1101/2020.08.20.260372>
 (7) Kenzo T et al. (2008) Changes in leaf water use after removal of leaf lower surface hairs on *Mallotus macrostachyus* (Euphorbiaceae) in a tropical secondary forest in Malaysia. *J Forest Res* 13: 137–142
 (8) Nardini A, Pedá G, Rocca N (2012) Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytol* 196: 788–798
 (9) Ohri T et al. (2007) Foliar trichome and aquaporin-aided water uptake in a drought-resistant epiphyte *Tillandsia ionantha* Planchon. *Planta* 227: 47–56
 (10) Schreuder MD, Brewer CA, Heine C (2001) Modelled influences of non-exchanging trichomes on leaf boundary layers and gas exchange. *J Theor Biol* 210: 23–32

表-1. 11 樹種の葉の形態形質と生理形質とのピアソンの相関係数

Table 1 Pearson's correlation coefficient between morphological and physiological traits among 11 tree species.

	Leaf N	Leaf C	LMA	LT	WD	Adaxial CA	Abaxial CA	Adaxial T	Abaxial T
Leaf N									
Leaf C	-0.41								
LMA	0.05	0.54							
LT	0.10	0.39	0.85						
WD	0.13	0.31	0.21	0.16					
Adaxial CA	-0.07	-0.33	-0.16	-0.04	-0.24				
Abaxial CA	0.01	0.13	0.47	0.37	0.52	0.36			
Adaxial T	-0.15	0.26	0.22	0.55	0.57	0.05	0.29		
Abaxial T	-0.22	0.55	0.52	0.68	0.14	0.22	0.33	0.62	

ピアソンの相関係数を示す。有意な係数を太字で示す ($P < 0.05$)。Pearson correlation coefficients are shown. Significant correlations are indicated by bold ($P < 0.05$).

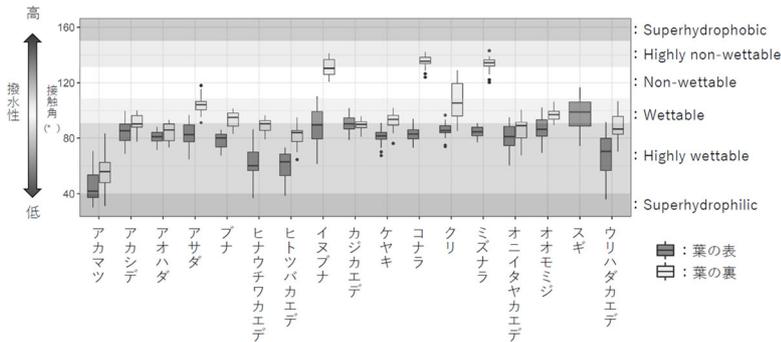


図-1. 17 樹種の葉の表と裏の接触角。スギは表のみ示している。

Fig. 1 Contact angle of adaxial and abaxial leaf surface among 17 tree species.

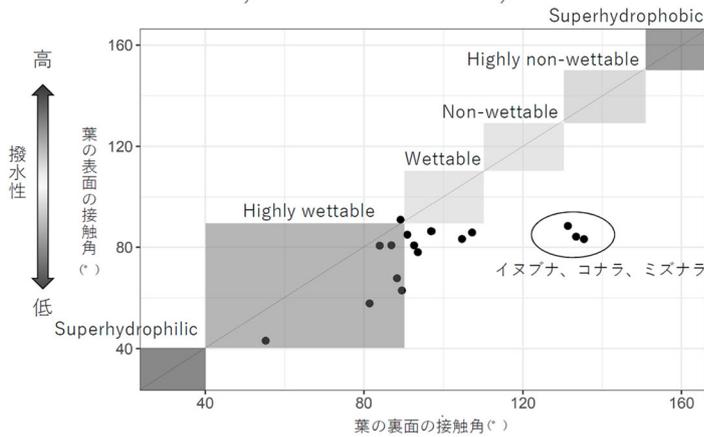


図-2. 16 樹種の葉の裏の接触角と表の接触角の関係

Fig. 2 Relationship between the contact angle of abaxial leaf surface and the contact angle of adaxial leaf surface among 16 tree species.

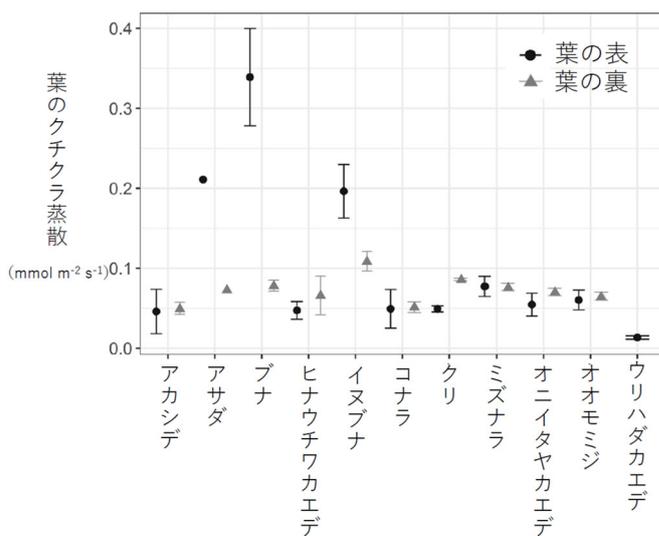


図-3. 11 樹種の葉の表面と裏面のクチクラ蒸散

Fig. 3 Cuticular transpiration of abaxial and adaxial leaf surface among 11 tree species.