

中国半乾燥地の常緑針葉樹 (*Juniperus sabina*) における

葉からの露吸収

松尾奈緒子（三重大院・生物資源），磯部知世，津田菜月（三重大・生物資源）
佐藤佳奈子，三木直子（岡山大院・環境）

乾燥地植物において夜明け前から早朝にかけて葉面上に発生する露を葉から吸収しうるのかを明らかにするため、中国半乾燥地原産の常緑針葉樹 *Juniperus sabina* を対象としてその鱗片葉に水を与え、前後の重量変化から吸水量を推定する実験を行った。葉の水ポテンシャルと気孔開閉が様々な葉に対し、霧吹きで水を噴霧あるいは全体を沈水して水を与えた結果、吸水前の葉の水ポテンシャルや気孔開閉などの条件に関わらず、ほぼすべての実験において葉からの吸水が確認され、吸水量は水を噴霧した葉よりも全体を沈水させた葉の方が多かった。これらのことから、葉表面から葉内への水ポテンシャル勾配を駆動力としない、気孔開口部以外の孔辺細胞やクチクラ層を経路とした吸水が行われていることが示唆された。したがって、*J. sabina* は気孔を閉じている夜明け前に葉面上の露を利用可能であると考えられた。

キーワード：乾燥地植物，吸水，葉の水ポテンシャル，気孔，孔辺細胞，クチクラ

I はじめに

半乾燥地は気温の日較差が大きいため、夜中から早朝にかけてしばしば地面や葉面上で結露する。雲霧林や海岸林では樹木の葉が霧や露を吸収することが報告されており (Burgess & Dawson 2004, Eller *et al.* 2013)，半乾燥地植物においても葉からこの夜露を吸収している可能性がある。そこで本研究では、中国半乾燥地に優占する常緑針葉樹 *Juniperus sabina* L. の鱗片葉に水を与え、その前後の重量変化から葉による吸水量を推定した。水の与え方として葉の表裏両面に霧吹で噴霧する方法（以下、噴霧）と葉全体を水に沈める方法（以下、沈水）を用いることで、水に接する葉の面積や葉表面に保持される水の量が葉による吸水量に影響を及ぼすのかを調べた。さらに、実験に水ポテンシャルと気孔開口を幅広く変化させた葉を用いることで、葉による吸水の経路とメカニズムについて考察した。

II 方法

1. 実験材料

本研究の対象樹種は中国半乾燥地に優占する常緑針葉樹である *Juniperus sabina* L. である。*J. sabina* は主幹部から主根を土壌深層まで伸ばす一方、匍匐枝の途中から不定根を土壌浅層に伸ばしており、この樹形が根による効率的な吸水を可能にしている (Yang *et al.* 2014, Miki *et al.* 2016)。また、成木の日当たりのよい枝には鱗片葉をつけており、気孔は葉の表側より裏側に多く帯状に分布し、鱗状の葉が重なる部分には存在しないことが報告されている (Dong & Zhang 2000)。

今回の実験は岡山大学農学部圃場に植栽された *J.*

sabina の成木 1 個体を対象とし、8 月と 10 月の 2 回に分けて行った。対象個体の当年性の生枝または切枝に対して暗処理・乾燥処理・袋かけ処理を様々な組み合わせで行い、さらに葉の採取時刻を変えることで、実験に供する葉の水ポテンシャルと気孔開口を幅広く変化させ、8 月には 8 通り (AUG1-8)、10 月には 7 通り (OCT1-7) の条件を設定した。

2. 吸水実験

吸水実験の手順は Limm *et al.* (2009, 2010) に従った。15 通りの条件下の生枝 9 本もしくは切枝 3 本から先端付近の約 5cm 分の葉群（以下、葉）を 20 枚切り取り採取した。それらを実験室内に持ち帰り、葉の切り口から水が浸入しないようエポキシ樹脂系接着剤で密閉した後、秤量した (W_1 ; g)。20 枚のうち 10 枚は葉の表裏両面から 5 回ずつ霧吹でイオン交換水を噴霧し、10 枚は葉全体を深さ 1cm のイオン交換水中に沈めた。それらを蒸散しないよう密閉容器に入れ、さらに暗箱内で 180 分間静置した後、葉をタオルドライして秤量した (W_2 ; g)。さらに、2 分間空気乾燥させてから秤量し (W_3 ; g)、再び 10 枚には表裏両面 1 回ずつ噴霧し、10 枚は 1 秒間沈水させ、それぞれタオルドライして秤量した (W_4 ; g)。なお、この二回目の噴霧と沈水では葉による吸水は起らないものと仮定した。最後に 60℃ のオーブンで 72 時間乾燥させ、秤量した (W_d ; g)。

葉採取時の相対含水率 (RWC) を次式により算出した。

$$RWC = (W_1 - W_d) / (W_d \times 2.047) \quad (1)$$

MATSUO Naoko *, ISOBE Tomoyo, TSUDA Natsuki, SATO Kanako, MIKI H. Naoko

Foliar uptake of dew by an evergreen shrub (*Juniperus sabina*) in semi-arid areas of China

naoko@bio.mie-u.ac.jp

ここで、係数 2.047 は AUG1-8 と OCT1-7 の全 15 実験中、葉採取時の $(W_1 - W_d) / W_d$ が最も高かった AUG1 の平均値 (water g dry leaf g^{-1}) であり、これを飽和時の含水率と仮定した。この値で除して標準化し、相対含水率とした。さらに、二回目に水を与えた前後の重量差を葉の乾燥重量で除した値を葉内には吸収されず葉の表面に残った水の量 (RS; water g dry leaf g^{-1}) と定義し、次式により算出した。

$$RS = (W_4 - W_3) / W_d \quad (2)$$

一回目に水を与えた前後の葉の重量差から葉表面に残った水の量 R^s を差し引いた値を葉の乾燥重量で除した値を葉による正味の吸水量 (FU; water g dry leaf g^{-1}) と定義し、次式を用いて算出した。

$$FU = \{(W_2 - W_1) - (W_4 - W_3)\} / W_d \quad (3)$$

3. 実験条件の測定

AUG1-8 では吸水実験用の葉の採取と同時刻に、同一もしくは同条件の枝から葉を 10 枚採取し、プレッシャーチャンバー (Model 600, PMS Instrument Co.) を用いて葉の水ポテンシャル (Ψ) を測定した。OCT1-7

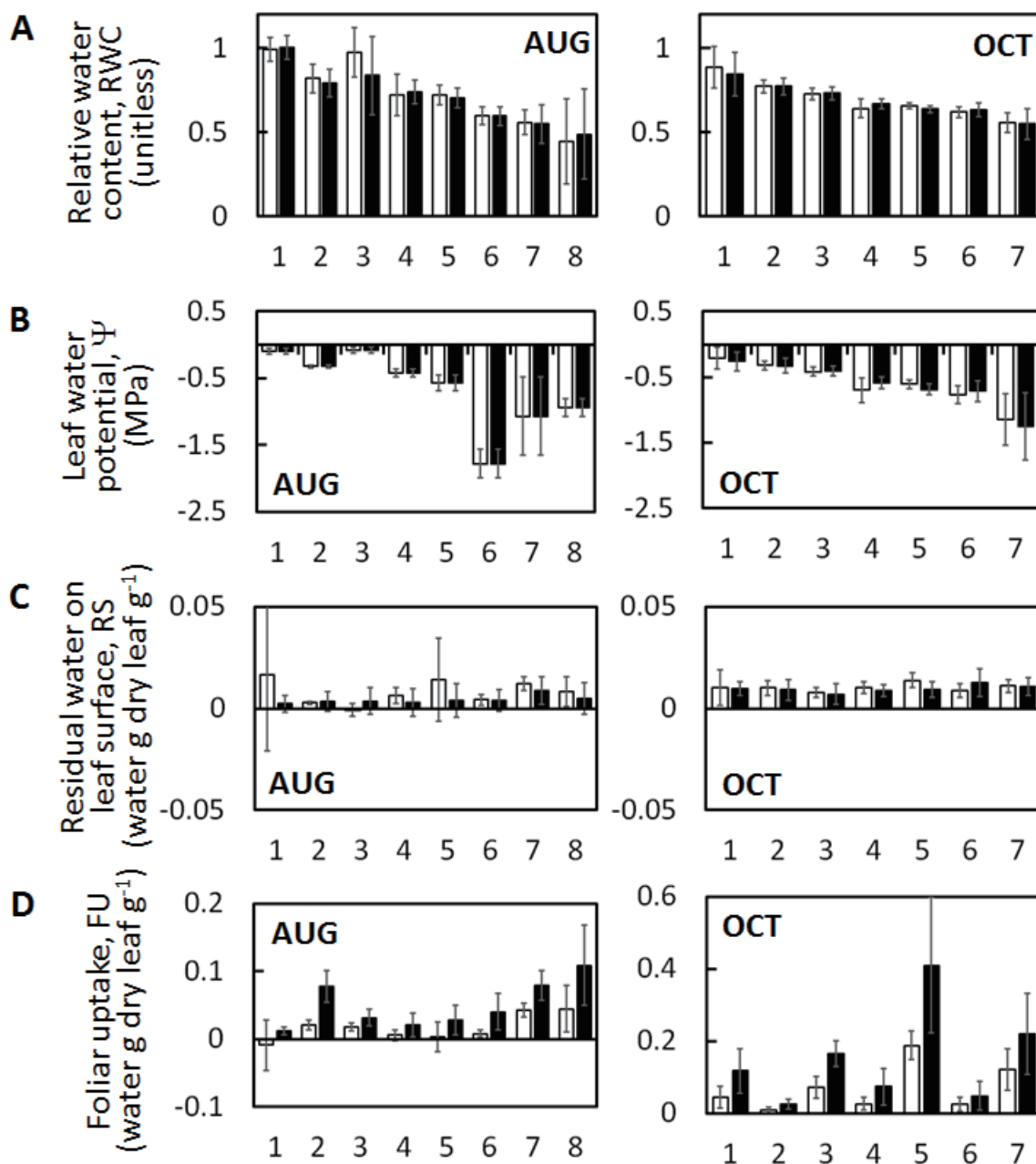


図-1. 吸水前の葉の相対含水率 (A) と葉の水ポテンシャル (B), 吸水後に葉の表面に残った水の量 (C), 葉による吸水量 (D)

横軸の数字は実験番号を表す。白棒と黒棒はそれぞれ噴霧した葉 10 枚と沈水した葉 10 枚の平均値, エラーバーは葉 10 枚の標準偏差を表す。

については Ψ の測定を行わなかった。そこで、8月と10月とでRWCと Ψ の関係が変化しないと仮定し、AUG1-8で得られたRWCと Ψ の関係 ($N=80$ 枚, $R^2=0.83$),

$$-1/\Psi = 10.04 \times \exp(5.72 \times \text{RWC}) \quad (4)$$

を用いて OCT1-7 の Ψ を推定した。また、葉採取時の気孔コンダクタンスは測定していないため、葉採取前の枝への暗処理の有無や葉採取時刻が夜明け前か日中かなどの情報に基づいて気孔の開閉を判定した。

4. 統計解析

葉表面に残った水の量 RS や葉による吸水量 FU の噴霧と沈水間での差や葉による吸水量 FU の気孔開閉による差は分散分析を用いて有意水準 5%として評価した。また、AUG1-8におけるRWCと Ψ の関係や、葉の水ポテンシャルと葉による吸水量の関係は回帰分析を用いて評価した。これらの分析には IBM SPSS ソフトウェア(日本 IBM)を用いた。

III 結果

AUG1-8 と OCT1-7 の全 15 実験における葉の採取時の RWC は 0.5 から 1.0 まで、葉の Ψ は 0 から -2.0 までの値を取り、幅広い条件が設定できていた (図 1-A, B)。葉による吸水量 FU は AUG1 を除く 14 実験において正の値であった (図-1D)。いずれの実験におい

ても噴霧よりも沈水の方が有意に吸水量が多かった (図-1D)。一方、葉表面に残った水の量 RS は噴霧と沈水で有意差がなかった (図-1C)。

IV 考察

1. 葉による吸水のメカニズム

1 実験を除きすべての実験において葉による吸収が確認され、その吸収量は葉の両面に水を噴霧した場合よりも葉全体を沈水させた方が多かった (図-1D)。一方、葉内には浸入せず葉表面に残った水の量は噴霧と沈水とで有意差がなかった (図-1C)。これらの結果は、葉による吸水量は水への接触面積と関係があることを示唆している。

吸水前の葉の水ポテンシャルと吸水量の間には噴霧と沈水いずれも関係がなかった (図-2)。また、この関係は AUG1-8 と OCT1-7 とで差がなかった。したがって、葉の水ポテンシャルが低い、乾燥している葉ほど多く水を吸収するわけではないことがわかった。このことから、葉による吸水は葉表面から葉内への水ポテンシャル勾配を駆動力としないことが示唆された。しかし、葉表面から葉内への浸透圧勾配に従った拡散により親水性溶質が葉内に吸収されるという報告がある (Eichert *et al.* 2008)。今回の実験ではイオン交換水を用いたため浸透圧は葉表面よりも葉内の方が高かったと考えられるが、葉による吸水の駆動力が水ポテンシャル勾配ではなく、その一成分である浸透ポテンシャルの勾配である可能性は否定できない。この可能性

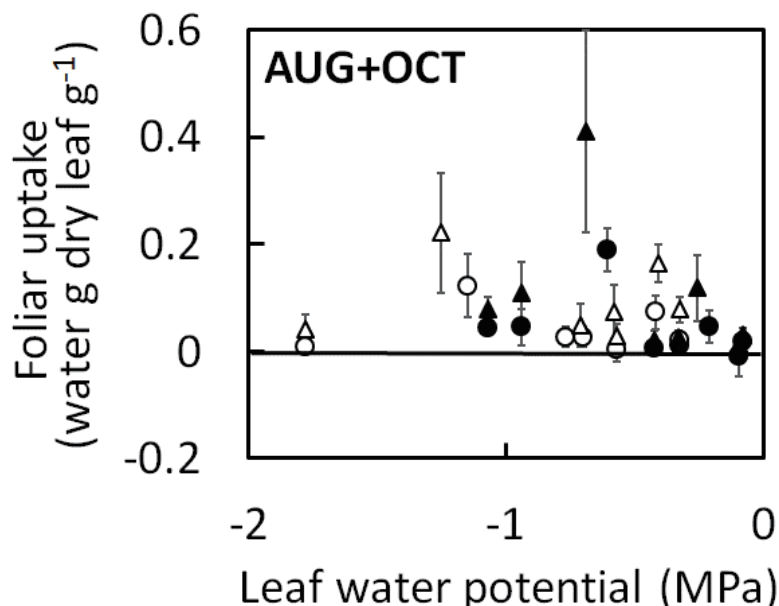


図-2. 吸水前の葉の水ポテンシャルと葉による吸水量の関係

三角と丸はそれぞれ噴霧した葉 10 枚と沈水した葉 10 枚の平均値、エラーバーは標準偏差を表す。また、白と黒はそれぞれ気孔が開いている葉と閉じている葉を表す。

を検証するためにはサイクロメーターを用いて葉内の浸透ポテンシャルを測定するか、イオン交換水の代わりに親水性溶質を用いた吸水実験を行う必要がある。

2. 葉による吸水の経路

葉による吸水量は吸水前の気孔の開閉の影響を受けていなかった(図-2 白マークと黒マーク)。しかし、吸水中は暗箱内に置かれていたことや葉が濡れていたことにより気孔が閉鎖していた可能性が高い(Ishibashi & Terashima 1995)。これらのことは、*J. sabina* の鱗片葉が気孔開口部以外の部分から吸水できることを示唆している。したがって、*J. sabina* は気孔を閉じている夜明け前においても葉面上の露を吸収できると考えられた。先行研究により、孔辺細胞やその周辺のクチクラ層を親水性溶質が浸透することが示されている(Schreiber 2005)。今回の実験で用いたのはイオン交換水であり、浸透圧による吸水ではないと考えられるが、吸水の経路としては孔辺細胞もしくはクチクラ層であったと考えられた。

V 結論

中国半乾燥地原産の常緑針葉樹 *Juniperus sabina* の鱗片葉を用いた吸水実験の結果、*J. sabina* の葉では気孔開口部以外を経路とした吸水が行われていることがわかった。したがって、*J. sabina* は気孔を閉じている夜明け前において葉面上の露を吸収できると考えられた。

葉の吸水メカニズムに関する知見として、葉による吸水が露との接触面積の影響を受けること、葉表面から葉内への水ポテンシャル勾配を駆動力としないことが示唆された。今後、葉内の浸透ポテンシャルの測定や葉に親水性溶質を与える実験などを行い、葉表面から葉内への浸透ポテンシャル勾配が葉による吸水に及ぼす影響について明らかにしたい。

謝辞

本研究は科研費(No. 26450192)の助成を受けて行っ

た。ここに記して謝意を表する。

引用文献

- (1) Burgess SSO, Dawson TE (2004) The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant Cell Environ* 27: 1023-1024.
- (2) Eller CB, Lima AL, Oliveira RS (2013) Foliar uptake of fog water and transport below ground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytol* 199: 151-162.
- (3) Yang L, Miki NH, Matsuo N, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K (2014) Contribution of adventitious roots to water use strategy of *Juniperus sabina* in semiarid area of China. *J Agri Sci Tech A4*: 251-259.
- (4) Miki NH, Kubori F, Yang L, Matsuo N, Zhang G, Wang L, Yoshikawa K (2016) Effective water use and growth of a prostrate lifeform shrub, *Juniperus sabina*, in semiarid areas of China. *J Arid Land Stud* 26: 95-99
- (5) Dong X, Zhang X (2000) Special stomatal distribution in *Sabina vulgaris* in relation to its survival in a desert environment. *Trees* 14: 369-375.
- (6) Limm EB, Simonin KA, Bothman AG, Dawson TE (2009) Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecol* 161: 449-459.
- (7) Limm EB, Dawson TE (2010) *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. *Botany* 97: 1121-1128.
- (8) Eichert T, Kurtza A, Steinerb U, Goldbach HE (2008) Size exclusion limits and lateral heterogeneity of the stomatal foliar uptake pathway for aqueous solutes and water-suspended nanoparticles. *Physiol Planta* 134: 151-160.
- (9) Ishibashi M, Terashima I (1995) Effects of continuous leaf wetness on photosynthesis: adverse aspects of rainfall. *Plant Cell Environ* 18: 431-438.
- (10) Schreiber L (2005) Polar paths of diffusion across plant cuticles: new evidence for an old hypothesis. *Ann Bot* 95: 1069-1073.