

## 沖縄本島の亜熱帯林における異圧葉樹種と等圧葉樹種の生態的分布

田中憲蔵・米田令仁・佐野真琴(森林総研)・清水晃(森林総研九州)・田中(小田)あゆみ(東大院新領域)・

生沢均(沖縄県森林資源研究セ)

**Abstract:** Tree species can generally be classified into two groups, heterobaric and homobaric leaf species, according to whether bundle-sheath extensions (BSEs) are found in the leaf (heterobaric leaf) or not (homobaric leaf). In this study, we study whether the leaf type is related to the growth environment and/or life form type in sub-tropical broadleaved forest in Okinawa, Japan. We investigated the distribution of leaf morphological differences across different life forms of 142 tree species in 49 families. In total, 80 species (56%) in 34 families had homobaric leaves, and 62 species (44%) in 27 families had heterobaric leaves. We found that the proportion of heterobaric and homobaric leaf species differed clearly across taxonomic groups and life form types, which were divided into five life form types (understory, sub-canopy, canopy, canopy gap and vine species). Most understory (78%) and sub-canopy (76%) species such as Rubiaceae and Myrsinaceae had homobaric leaves. In contrast, heterobaric leaf trees appeared more frequently in the canopy (65%) such as Fagaceae and Lauraceae and in canopy gap species (67%). More than half vine species had homobaric leaf (56%). Our results suggest that tree species in the sub-tropical forest adapt to spatial differences in the environmental conditions experienced at the mature stage of each species by having different leaf types, since these potentially have different physiological and/or mechanical functions.

**Key words:** bundle-sheath extension, heterobaric leaf, homobaric leaf, life form type, morphology, sub-tropical forest

**要旨:** 広葉樹の葉は、葉脈を構成する維管束の周りに、維管束鞘延長部と呼ばれる透明な繊維質の組織が発達する異圧葉 (heterobaric leaf) と、ほとんど持たない等圧葉 (homobaric leaf) に分けることができる。両者は形態的な違いだけでなく、生理的にも光合成や通水能力が異なることが分かっている。本研究では、沖縄本島北部の亜熱帯常緑広葉樹林における、様々な樹種の葉の形態と生活型(つる, ギャップ依存種, 低木, 亜高木, 高木種)との関係を調べた。計 49 科 142 種の葉を採取し、顕微鏡観察で葉の形態を分類した。等圧葉樹種は全種の 56% を占めた。特に、ヤブコウジ科やアカネ科の低木や亜高木種で多く、これらの生活型では等圧葉樹種が 76-78% と優占した。しかし、ブナ科やクスノキ科などに代表される高木やギャップ依存種では、異圧葉樹種が多く 65-67% と優占し、生活型による偏りが大きかった。これらの生活型による葉の形態の違いは、明るく乾燥した環境では異圧葉が、暗く湿った環境では等圧葉が適していることを示している可能性がある。

**キーワード:** 維管束鞘延長部, 異圧葉, 等圧葉, 生活型, 亜熱帯林

### I はじめに

広葉樹の葉は、光に透かすと、網目状の葉脈の筋がはっきり見える葉 (異圧葉) と、ほとんど見えない葉 (等圧葉) に分けることが出来る (5, 6, 8, 16, 18)。この違いは、葉脈の解剖学的な形態の違いに起因する。葉脈 (維管束) は、葉の中を走る水や養分を供給する木部と、光合成産物の転流路となる師部からなる。異圧葉の場合、維管束の周りにさらに維管束鞘延長部という透明な繊維質の組織が、維管束から両側の表皮にまで発達し、透明な壁のようになるため、葉脈が透けて見える (6, 18)。また、この壁は、葉肉内の細胞間隙間を移動する二酸化炭素などの気体をほとんど通さないため、葉内は網目状の葉脈により仕切られた独立した小部屋に分かれている (図 1, 2)。一方、等圧葉は延長部を欠くため、表皮と葉脈の間に緑色の葉肉細胞の層ができ、葉を透かしても葉脈は明瞭に見えない (図 1, 2)。

維管束鞘延長部の機能については、これまで構造面と生理面からいくつか仮説が出されている。構造面では、延長部が柱のような働きをし、葉の物理的強度の増加に貢献しているという説 (16, 18) や、葉緑体の無い延長部が光ファイバーのような働きをすることで葉内への光透過率を高め、光合成能力を向上させているという説 (7, 16, 18) がある。また生理面では、延長部が気孔開閉ホルモンや水の伝達経路として働き、水ストレスに対して敏感に気孔閉鎖ができることや、通水性が向上することで光合成能力が高くなることが指摘されている (3, 4, 15, 16, 18)。等圧葉はこれに対し、ガスの拡散障壁が無いことで葉内の水や二酸化炭素の分布が均質になり葉の活性にはっきりとした勾配が見られない (9, 11, 12, 16)。

このように、異圧葉と等圧葉は異なる形態と機能を持つが、植物の生育環境との間には関係があるのだろうか。熱帯雨林で行なわれた研究では、異圧葉樹種は、巨大高

Tanaka KENZO, Reiji YONEDA, Makoto SANO (FFPRI, Ibaraki, 305-8687 Japan), Akira SHIMIZU (FFPRI, Kyusyu), Ayumi TANAKA-ODA (Tokyo Univ.), Hitoshi IKUZAWA (Okinawa, Pref. For. Res. Center)  
Distribution of heterobaric and homobaric leaf tree species among life-form types in sub-tropical broad-leaved forest, Okinawa, Japan.

木種やギャップ依存種に多く、低木や亜高木樹種には等圧葉樹種が多いことがわかっている(6)。これら生活型による葉の形態の違いは、熱帯雨林の複雑な階層構造と、それに伴う大きな環境勾配が影響していると考えられている(6)。しかしこのような生活型による葉形態の違いが、熱帯雨林以外の森林でも生じているかはほとんどわかっていない。この研究では、熱帯雨林と同様に常緑樹種が優占しているが、樹高が熱帯雨林の半分以下と低く、階層構造が単純な沖縄の亜熱帯常緑樹林を対象に、樹木の生活型と葉の形態について調べた。

## II 材料と方法

調査は沖縄本島北部の国頭村周辺で行った。調査地周辺の年平均気温は約22度、年平均降水量は約2,500mmである。主な植生はタブノキ、イスノキ、ホルトノキ、イジュ、クロバイなどが優占する亜熱帯常緑広葉樹林で、土壌はおおむね黄色土であった。

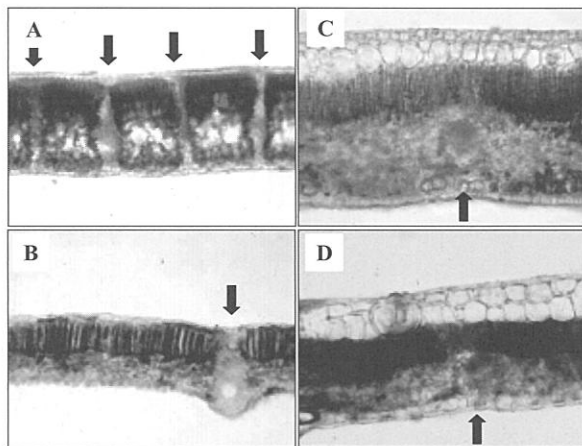


図-1 異圧葉と等圧葉樹種の葉の断面 (200倍)

矢印は維管束の位置を示す。(A) 異圧葉の高木、オキナワウラジロガシ、(B) 異圧葉のギャップ依存種、タラノキ、(C) 等圧葉のギャップ依存種、ハマイヌビワ、(D) 等圧葉の低木、ホソバムクイヌビワ。

Fig-1. Photographs of transverse sections of the leaves. Arrows indicate bundle sheath. (A) Heterobaric leaf from canopy tree (*Quercus miyagii*), (B) heterobaric leaf from gap species (*Aralia elata*), (C) homobaric leaf from gap species (*Ficus virgata*), (D) homobaric leaf from understory (*Ficus ampelas*).

2009年8月と2010年2月に、二次林と遷移後期林の林道沿いから林内まで幅広い環境に生育する、49科142

種の樹木から葉を採取した。採取した樹種は文献と現地での観察により、5つの生活型(高木種、亜高木種、低木種、ギャップ依存種、つる植物)に分類した(2, 13, 14)。葉はサンプリング後、顕微鏡で維管束鞘延長部の有無を確認し、異圧葉樹種と等圧葉樹種に分けた(図1, 2)。主脈など太い維管束にのみ維管束鞘延長部が存在する中間的な形態の葉も一部に見られたが(図2)、今回はこれらの葉は等圧葉とした(6)。また、予備的な観察からは、同じ樹種や同一個体の樹冠内で2つの葉の形態を持つ種は見られなかった。

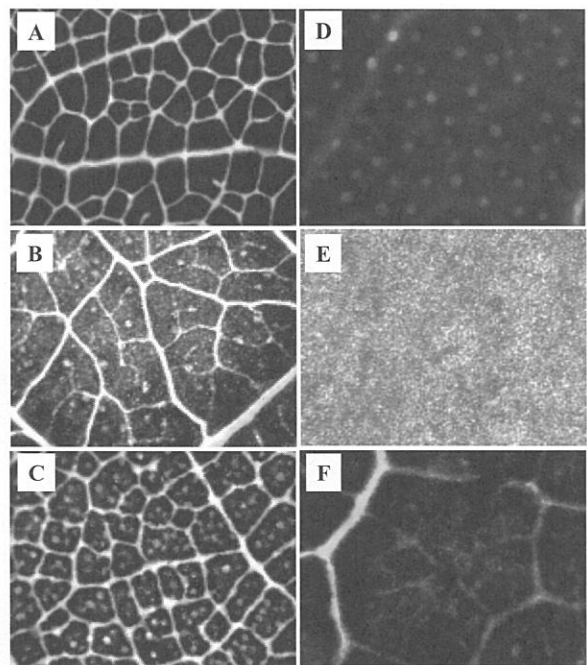


図-2 異圧葉と等圧葉樹種の葉の透過写真 (40倍)

(A) 異圧葉の高木、オキナワウラジロガシ、(B) 異圧葉のギャップ依存種、イヌビワ、(C) 異圧葉の高木、ニッケイ、(D) 等圧葉の高木、ガジュマル、(E) 等圧葉の低木、ボチヨウジ、(F) 等圧葉(中間形態)の亜高木、カキバカンコノキ。

Fig-2. Photographs of leaf surface. (A) Heterobaric leaf from canopy tree (*Quercus miyagii*), (B) heterobaric leaf from gap species (*Ficus erecta*), (C) heterobaric leaf from canopy tree (*Cinnamomum okinawense*), (D) homobaric leaf from canopy tree (*Ficus microcarpa*), (E) homobaric leaf from understory (*Psychotria rubra*), (F) homobaric leaf (middle type) from sub-canopy tree (*Glochidion zeylanicum*).

## III 結果と考察

1. 亜熱帯林における等圧葉樹種と異圧葉樹種の割合 今回の調査で採取した142種のうち34科80種、56%が

等圧葉樹種で過半数を占めた。日本や北米の温帯林における研究によると、冷温帯(落葉樹林)では等圧葉樹種が10-41%、暖温帯(常緑樹林)では40%程度と見積もられていることから、沖縄の亜熱帯林では等圧葉樹種の割合が温帯林よりやや高いと考えられた(5, 8, 18)。一方、マレーシアの熱帯雨林では、等圧葉樹種の割合が60%と今回の値と良く似ていたことから、高温多湿な常緑広葉樹が優占する森林では等圧葉樹種が増える傾向にあると考えられた(6)。

2. 分類群による葉形態の違い 葉の形態は科や属レベルといった分類群で偏りがある場合と、属レベルでも異圧葉と等圧葉樹種が混在している場合があった(表-1)。低木に多いヤブコウジ科(3属5種)や、比較的樹高の高くなるモチノキ科(1属7種)、ハイノキ科(1属4種)、モクセイ科(2属4種)では全種が等圧葉樹種であった。一方、林冠に多く出現する、ブナ科(3属5種)やクスノキ科(7属13種)では全ての樹種が異圧葉を持っていた。しかし、アカネ科(10属15種)、クワ科(3属11種)、トウダイグサ科(4属7種)では、等圧葉樹種と異圧葉樹種が混在し、例えばアカネ科のヤエヤマアオキ属(2種)や、クワ科のイチジク属(9種)では属レベルでも両者が混在していた(図-2)。今後、解析する樹種を増やすことで、系統による葉の形態の出現パターンについても解明できる可能性がある(6)。

表-1 主要な科における異圧葉と等圧葉樹種の種数  
Table 1. Number of species in each leaf type and genus investigated.

Family	Genus	Heterobaric species	Homobaric species
Aquifoliaceae	1	0	7
Araliaceae	4	1	3
Caprifoliaceae	2	0	3
Celastraceae	1	0	3
Ericaceae	2	2	1
Euphorbiaceae	4	3	4
Fagaceae	3	5	0
Lauraceae	7	13	0
Melastomataceae	2	0	3
Moraceae	3	8	3
Myrsinaceae	3	0	5
Oleaceae	2	0	4
Rosaceae	3	4	1
Rubiaceae	10	4	11
Symplocaceae	1	0	4
Theaceae	6	1	6
Other family (33)	41	21	22
Sum	95	62	80

3. 生活型による葉形態の違い 等圧葉樹種は全樹種の56%と優占していたが、この割合は生活型によって有意に異なった( $P < 0.0001$ , d.f.=4, n=142 species,  $\chi^2$  test)。低木や亜高木種では、等圧葉樹種が76-78%と、全樹種の平均値(56%)よりかなり高く、優占していた。しかし、高木やギャップ依存種では、異圧葉樹種が多く65-67%と優占し、生活型による偏りが大きかった。またツル植物では56%が等圧葉樹種で、全樹種の平均値とほとんど同じ値だった。マレーシアの熱帯雨林や、日本の温帯林でも、高木種で異圧葉樹種が優占し、低木では等圧葉樹種が増加することが報告されており今回の結果と矛盾しなかった(5, 6)。

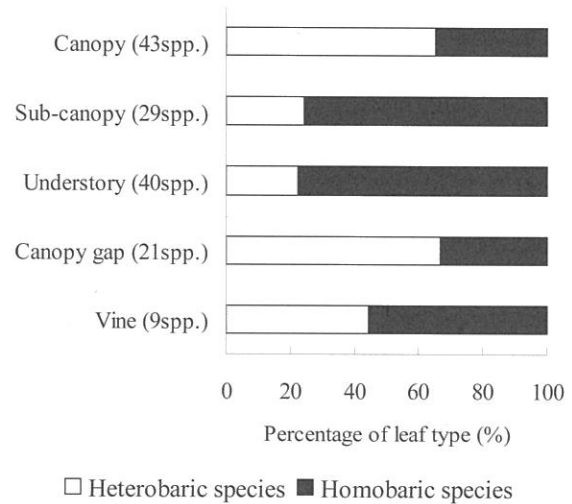


図-3 生活型による異圧葉と等圧葉樹種の割合  
Fig. 3. Percentage of heterobaric and homobaric leaf tree species among life-form types

これらの生活型による葉の形態の違いは、等圧葉と異圧葉の機能的違いが関係している可能性が高い。異圧葉は維管束鞘延長部が光の通り道となり、等圧葉に比べ、強い光を効率よく利用できることが分かっている。また、延長部は、葉へ供給される水の通り道となるため、葉の通水能力が上がり、高い光合成能力や水利用効率を発揮できることも最近明らかになっている(7, 15, 16, 18)。さらに、延長部は葉を支える柱のような働きや、葉に傷がついたときの障壁としての機能も持つため、しおれや食害など物理的ストレスに対しても強いと考えられている(1, 16, 18)。こういった異圧葉の機能は、強光・乾燥環境で、さらに風などの物理的ストレスも強い、林冠や二次林といった生育地で有利に働く可能性が高く、こ

これらの環境に出現する樹木に異圧葉樹種が多くなる要因になっているかもしれない(6).

一方、等圧葉は、維管束鞘延長部を欠くため、異圧葉とは異なる機能的特長を示すことが近年わかってきている(9, 11, 12). 特に、等圧葉は、葉内のガス拡散の障壁となる延長部を欠くため、葉内で二酸化炭素などの拡散が広範囲で起こることがわかっている. 林内の暗環境で生育する植物の光合成生産にとって、木漏れ日(サンフレックス)の重要性は良く知られている(10, 17). 等圧葉の場合、葉の一部に木漏れ日が当たっても、周囲から二酸化炭素が移動し、光合成を有利に行なうことができる(12). また、葉緑素を含まない延長部を欠くことで、光合成可能な葉面積自体が増える(6, 16). 実際、発達した異圧葉では延長部が占める割合が葉面積の30%以上になることがあり、暗環境では不利になると予測される(6, 7). このような等圧葉、異圧葉それぞれの機能的な性質の違いが、亜熱帯林における生活型による両種の出現の偏りの要因になっていると考えられた.

#### IV おわりに

以上の結果から、熱帯雨林と同様に、亜熱帯常緑樹林においても、生活型によって等圧葉樹種と異圧葉樹種の出現頻度に違いが見られた. 明るく乾燥した林冠や二次林のような環境では異圧葉樹種が、暗く湿った林床のような環境では等圧葉樹種が優占していた. これら分布の違いは、異圧葉が持つ高い強光利用や水利用特性、また等圧葉が持つ弱光利用特性といった機能的な違いが影響していると考えられた.

#### 引用文献

- (1) ALDER, M., HAMILTON, J.G., RESTI, J.P., ZANGERL, A.R., BERENBAUM M.R. and DELUCIA, E.H. (2005) Indirect effect of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean. *Plant Cell Environ.* **28**: 402-411.
- (2) 天野鉄夫 (1989) 図鑑 琉球列島有用樹木誌. 470pp. 沖縄出版.
- (3) 原山尚徳・石田厚 (2010) 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. 関東森林研究. **61**: 141-142.
- (4) 広見徹・二宮生夫・小池孝良・荻野和彦 (1999) サラワク熱帯雨林におけるフタバガキ科林冠構成種の不均一な気孔開閉による蒸散速度の調節. 日生態誌. **49**: 83-91.
- (5) 樫村精一・広見徹・二宮生夫 (2000) 広葉樹の葉の形態 - 等圧葉と異圧葉について -. 愛媛大演報. **38**:

23-36.

- (6) KENZO, T., ICHIE, T., WATANABE, Y. and HIROMI, T. (2007) Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *Am. J. Bot.* **94**: 764-775.

- (7) LIAKOURA, V., MARIANGELA, N.F., RENNENBERG, H. and KARABOURNIOTIS, G. (2009) Should structure-function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? *Am. J. Bot.* **96**: 612-619.

- (8) MCCLENDON, J. H. (1992) Photographic survey of the occurrence of bundle-sheath extensions in deciduous dicots. *Plant Physiol.* **99**: 1677-1679.

- (9) MORISON, J.L.L., LAWSON, T. and CORNIC G. (2007) Lateral CO<sub>2</sub> diffusion inside dicotyledonous leaves can be substantial: quantification in different light intensities. *Plant Physiol.* **145**: 680-690

- (10) PEARCEY, R. (1990) Sunflecks and Photosynthesis in Plant Canopies. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **41**: 421-453.

- (11) PIERUSCHKA, R., SCHURR, U., JENSEN, M., WOLFF, W.F. and JAHNKE S. (2006) Lateral diffusion of CO<sub>2</sub> from shaded to illuminated leaf parts affects photosynthesis inside homobaric leaves. *New Phytol.* **169**: 779-787.

- (12) PIERUSCHKA, R., CHAVARRÍA-KRAUSER, A., CLOOS, K., SCHARR, H., SCHURR, U. and JAHNKE, S. (2008) Photosynthesis can be enhanced by lateral CO<sub>2</sub> diffusion inside leaves over distances of several millimeters. *New Phytol.* **178**: 335-347.

- (13) 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫 (1989) 日本の野生植物 I. 321pp. 平凡社.

- (14) 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫 (1989) 日本の野生植物 II. 305pp. 平凡社.

- (15) 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.

- (16) TERASHIMA, I. (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Res.* **31**: 195-212.

- (17) WHITMORE, T. C. (1998) An introduction to tropical rain forests. 282pp., Oxford Univ. Press, Oxford, UK.

- (18) WYLIE, R.B. (1952) The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. *Am. J. Bot.* **39**: 645-651.