

## 琉球諸島の海岸林とマングローブ林を構成する樹木の葉の内部形態

田中憲蔵<sup>1</sup>・飯田真一<sup>2</sup>・清水貴範<sup>2</sup>・漢那賢作<sup>3</sup>・壁谷直記<sup>4</sup>・清水晃<sup>4</sup>

- 1 国際農林水産業研究センター
- 2 森林総合研究所
- 3 沖縄県森林資源研究センター
- 4 森林総合研究所九州支所

**要旨：** 広葉樹の葉は、葉内の維管束の周りに透明な繊維質の組織が発達する異圧葉と、これを欠く等圧葉に分けることが出来る。両者は光合成能力など生理的にも異なり機能的な違いの指標になる。本研究では、沖縄県の海岸林とマングローブ林（マングローブ種と従マングローブ種に分類）を構成する様々な樹種の葉の内部形態を調べ等圧葉と異圧葉樹種の割合を比較した。海岸林では全種の 54%、マングローブでは 86%、従マングローブでは 50% が等圧葉樹種で占められた。他の研究では亜熱帯林の等圧葉樹種の割合は 56% で本結果と似ていたが、温帯の常緑広葉樹林と落葉広葉樹林では等圧葉樹種の割合が 20-40% 程度と低かった。これらから温暖で常緑樹が優占する環境では等圧葉樹種の割合が増え、その生理的な機能と環境適応に関係があると考えられた。

**キーワード：** 異圧葉, 維管束鞘延長部, 石垣島, 等圧葉, 沖縄

### Leaf internal morphology of trees in coastal and mangrove forests in Ryukyu Islands

Tanaka KENZO<sup>1</sup>, Shin'ichi IIDA<sup>2</sup>, Takanori SHIMIZU<sup>2</sup>, Kensaku KANNA<sup>3</sup>, Naoki KABEYA<sup>4</sup>, Akira SHIMIZU<sup>4</sup>

1 Japan International Research Center for Agricultural Sciences

2 Forestry and Forest Products Research Institute

3 Okinawa Prefecture Forest Research Center

4 Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute

**Abstract:** Tree leaves can be divided into two types: heterobaric leaves, in which bundle sheath extensions (BSEs) develop around the vascular bundles of the leaf veins, and homobaric leaves, in which BSEs are lacked. The two types of leaves are not only morphologically different, but also functionally different in terms of photosynthesis and water use, which is an indicator of functional differences in trees. In this study, we examined the leaf internal morphology of various tree species in the coastal and mangrove forests of Okinawa, Japan. Homobaric leaf species accounted for 54% of all species in coastal forests, 86% in mangroves, and 50% in sub-mangroves. In other studies, the proportion of homobaric leaf species in subtropical forests was 56%, which was similar to our result, while the proportion in evergreen broad-leaved forests and that in deciduous broad-leaved forests decreased to 40 and 20%, respectively in temperate region. These results suggest that the proportion of homobaric leaf species increases in warm, evergreen-dominated environments, and their physiological functions may be related with adaptation to the environment.

**Key-word:** bundle sheath extension, functional traits, heterobaric leaf, homobaric leaf, Ishigaki, Okinawa

#### I はじめに

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と、これをほとんど持たない等圧葉に大きく分けることが出来る(14)。異圧葉の場合、維管束鞘延長部が透明な壁のようになり葉を光に透かすと葉脈がはっきり透けて見え葉脈網が明瞭に確認できる(3, 4, 14)。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、葉内は葉脈により仕切られた独立したコンパートメントに分かれている(7, 13)。一方、等圧葉は維管束鞘延長部を欠くため、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ほとんど見えない(14)。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おり、機能的な違いの指標になる(1, 2, 3)。例えば、繊維質の細胞からなる維管束鞘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こと (13, 14) 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報告がある (2, 6, 13)。さらに、維管束鞘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, 12)。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やすく、林内などで木漏れ日の利用効率が高まる可能性がある (8, 10, 13)。これらの機能的な違いは樹木の生態的な分布とも関係している。例えば林冠や二次林など比較的明るく乾燥した環境では異圧葉樹種の割合が増え、林床のような暗くて湿った環境では等圧葉樹種の割合が増えることが報告されている (4, 5)。

本研究では、沖縄県の海岸林やマングローブ林を構成する様々な樹種の葉の内部形態を調べ、等圧葉樹種と異圧葉樹種の出現頻度の違いや他の森林タイプやハビタットとの関係について明らかにすることを目的とした。

## II 材料と方法

1. 調査地と植物材料 調査は沖縄本島、石垣島、宮古島、西表島で行った (図-1)。海岸林樹種の葉の採取は沖縄本島内の中城村安里、糸満市喜屋武、名護市喜瀬、安田で行った。主要構成樹種はアダン、モンパノキ、ハスノハギリ、トベラなどであった。海岸林からは合計41樹種を2020年1月から2021年9月にかけて採取した。

石垣島、宮古島、西表島のマングローブ林でも合計15種の葉を採取した。マングローブ林の構成種は中村・中須賀 (1998) に倣いマングローブと従マングローブに分類した。なお、中村・中須賀の分類ではマングローブも純マングローブと準マングローブに分ける場合があるとされるが、今回の研究では両者を合わせてマングローブとし合計7種 (オヒルギ、サキシマスオウ、シマシラキ、メヒルギ、ハマザクロ、ヒルギモドキ、ヤエヤマヒルギ) 採取した。従マングローブはサガリバナやオオハマボウなどマングローブ林だけでなく海岸林にも出現する樹種が多いが、今回は調査を行った3か所のマングローブ林に生育していた8樹種 (アダン、オオハマボウ、サガリバナ、サキシマハマボウ、シイノキカズラ、ナンテンカズラ、ミズガンピ、ミフクラギ) を対象とした。

気象庁のデータでは、沖縄本島の年平均気温と年平均降水量は約22℃、約2500mm、宮古島は約23.9℃、約2100mm、石垣島は約24.6℃、約2150mm、西表島は約24.0℃、約1980mmであった。

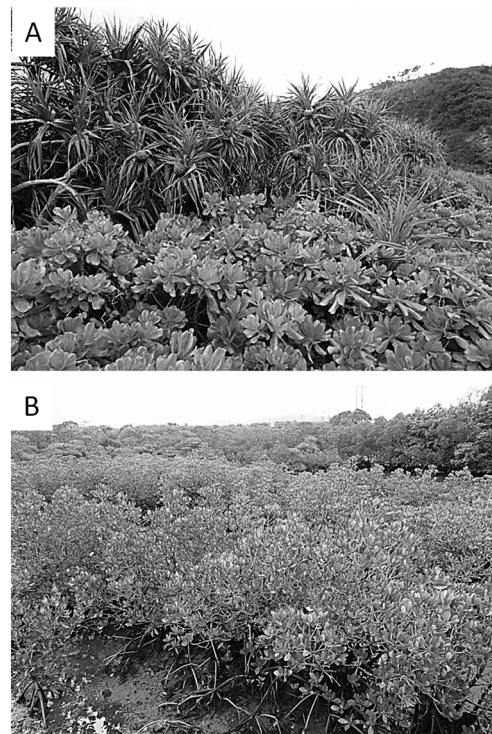


図-1 調査地の様子. A: 沖縄本島の海岸林, 手前がモンパノキで奥がアダンである. B: 宮古島のマングローブ林. ヤエヤマヒルギ, オヒルギ, メヒルギなどが優占している.

Fig-1. Photographs of study sites. A: Coastal forest in Ada, Okinawa Island, with *Heliotropium foertherianum* in the foreground and *Pandanus odoratissimus* in the background. B: Mangrove forest in Miyako. *Rhizophora mucronata*, *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata* were dominated in the forest.

2. 葉の形態分類 葉は各種3個体から5枚サンプリングし、顕微鏡で維管束鞘延長部の有無を確認した (図-2, 3)。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、他の研究に倣いこれらの葉は等圧葉とした (4, 5, 7)。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。

## III 結果と考察

1. 海岸林とマングローブ林の葉の形態 採取した樹種の葉を観察したところいずれの森林タイプやハビタットでも維管束鞘延長部が存在する異圧葉とこれを欠く等

圧葉樹種が存在していた (図-2,3)。しかし、その割合は森林タイプ間やハビタットで異なっていた (表-1)。海岸林樹種では41種のうち22種54%が等圧葉樹種で異圧葉樹種 (19種46%) よりやや多かった。従マングローブは8種中4種が等圧葉樹種であった。一方マングローブは7種中6種 (86%) が等圧葉樹種で異圧葉樹種 (1種14%) よりかなり多かった。

マングローブで等圧葉樹種が多かったのは、葉内の空隙が少なく、多肉化していることが関係しているかもしれない。多肉化の傾向がみられる樹種はマングローブ樹種で7割、従マングローブで1割程度だった。異圧葉の場合、葉の内部にガスの拡散障壁となる維管束鞘延長部が存在することで分厚い葉では二酸化炭素の拡散抵抗が大きくなり、光合成を阻害する可能性がある (8,10,13)。等圧葉ではこのガス拡散障壁が存在しないためマングローブのような多肉化した植物には有利に働く可能性がある。実際、他の多肉化した葉では等圧葉が有利になることが報告されている (11)。また、従マングローブでもイソマツなど多肉化した葉は等圧葉であった (図-3)。

**2. 他の森林タイプとの比較** 本研究とこれまでの研究で得られている様々な森林タイプにおける等圧葉と異圧葉の割合を比較した。沖縄本島の亜熱帯林で得られた等圧葉樹種の割合は56%で本結果と似ていた (5)。また、マレーシアの熱帯雨林では等圧葉樹種の割合が60%であった (4)。一方、本州の常緑広葉樹と落葉広葉樹では等圧葉樹種の割合がそれぞれ44%と20%と低い値が報告されている (5)。北米の落葉広葉樹林でも等圧葉樹種が18%と低いことが報告されており落葉樹では異圧葉樹種が優占すると考えられた (5,7,14)。また温暖湿潤な環境では等圧葉樹種が、寒冷で乾燥した環境で異圧葉樹種の割合が増えることから、それぞれの葉が持つ生理的な機能の違いに基づく環境適応能力が各森林での割合に関係していると考えられた (4,13,14)。

表-1. 採取樹種の等圧葉と異圧葉樹種の種数とその割合  
Table 1. Number of homobaric and heterobaric leaf species and their proportion among forest types

Forest type	Heterobaric	Homobaric	Homobaric ratio (%)
Coastal	19	22	54
Sub-mangrove	4	4	50
Mangrove	1	6	86

**謝辞:** 現地調査に関して沖縄県農林水産部森林資源研究センターの皆様にご多大なご協力を頂いた。本研究の一部は、「沖縄県における森林分布現況把握と森林タイプ毎の環境・機能観測評価」と国際農林水産業研究センター理

事長インセンティブプロジェクト「降水量が異なる地域に成立した亜熱帯樹木群集における乾燥レジリエンスの評価」の一環として行った。

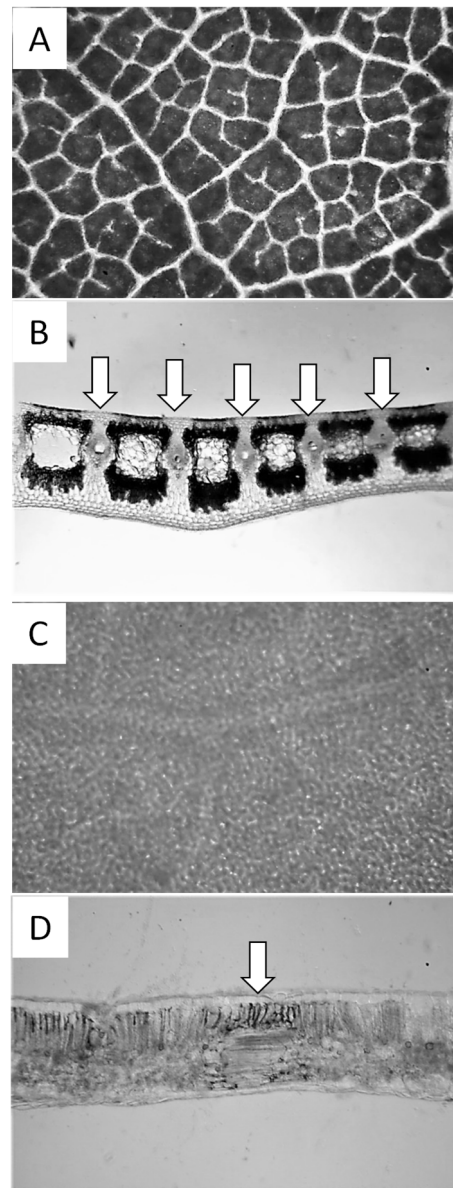


図-2 海岸林の異圧葉と等圧葉樹種の葉の透過 (40倍) と断面 (100倍) 写真

矢印は維管束の位置を示す。(A) 異圧葉のオオハマボウ、(B) 異圧葉のアダン、(C) 等圧葉のクサトベラ、(D) 等圧葉のハイビスカス。

Fig-2. Photographs of the leaves in coastal forest. Arrows indicate bundle sheath. (A) Heterobaric leaf (*Talipariti tiliaceum*), (B) heterobaric leaf (*Pandanus odoratissimus*), (C) homobaric leaf (*Scaevola taccada*), (D) homobaric leaf (*Hibiscus rosa-sinensis*).

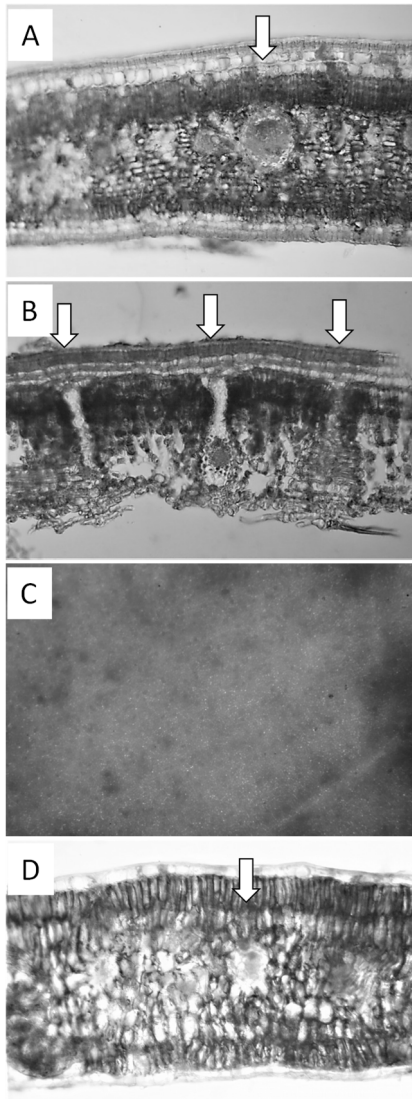


図-3 マングローブと従マングローブ植物の葉の透過 (40 倍) と断面 (100 倍) 写真  
矢印は維管束の位置を示す。(A) 等圧葉のメヒルギ, (B) 異圧葉のサキシマスオウ, (C) 等圧葉のオヒルギ, (D) 等圧葉のイソマツ。

Fig-3. Photographs of the leaves of mangrove and sub-mangrove plants. Arrows indicate bundle sheath. (A) Homobaric leaf (*Kandelia obovata*), (B) heterobaric leaf (*Heritiera littoralis*), (C) homobaric leaf (*Bruguiera gymnorhiza*), (D) homobaric leaf (*Limonium wrightii*).

#### 引用文献

(1) Barbosa MAM, Chitwood DH, Azevedo AA, Araújo WL, Ribeiro DM, Peres LE, Zsögön A (2019) Bundle sheath extensions affect leaf structural and physiological plasticity in

response to irradiance. *Plant Cell Environ* 42:1575-1589

(2) Inoue Y, Kenzo T, Tanaka-Oda A, Yoneyama, A, Ichie T. (2015) Leaf water use in heterobaric and homobaric leafed canopy tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Photosynthetica* 53:177-186

(3) Kawai K, Miyoshi R, Okada N (2017) Bundle sheath extensions are linked to water relations but not to mechanical and structural properties of leaves. *Trees* 31: 1227-1237

(4) Kenzo T, Ichie T, Watanabe Y, Hiromi T (2007) Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *Am J Bot* 94: 764-775.

(5) Kenzo T, Tanaka-Oda A, Mastuura Y, Hinzman LD (2016) Morphological and physicochemical traits of leaves of different life-forms of various broadleaf woody plants in interior Alaska. *Can J For Res* 46: 1475-1482

(6) Liakoura V, Mariangela NF, Rennenberg H, Karabourniotis G (2009) Should structure-function relations be considered separately for homobaric vs. heterobaric leaves? *Am J Bot* 96: 612-619

(7) McClendon JH (1992) Photographic survey of the occurrence of bundle-sheath extensions in deciduous dicots. *Plant Physiol* 99: 1677-1679

(8) Morison JIL, Lawson T, 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

(9) 中村武久・中須賀常雄(1998)マングローブ入門. めこん.

(10) Pieruschka R, Chavarría-Krauser A, Cloos K, Scharr H, Schurr U, 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

(11) Rhizopoulou S, Psaras GK (2003) Development and structure of drought - tolerant leaves of the Mediterranean shrub *Capparis spinosa* L. *Ann Bot* 92: 377-383

(12) Scoffoni C, Pou A, Aasamaa K, Sack L (2008) The rapid light response of leaf hydraulic conductance: new evidence from two experimental methods. *Plant Cell Environ* 31: 1803-1812

(13) Terashima I (1992) Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Res* 31: 195-212

(14) Wylie RB (1952) The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. *Am J Bot* 39: 645-651