

広葉樹の葉の形態  
—— 等圧葉と異圧葉について ——

樫村 精一\* ・ 広見 徹\* ・ 二宮 生夫\*

The leaf anatomical structure of broadleaf plant  
—— Homobaric leaf and heterobaric leaf ——

Seiichi KASHIMURA\*, Toru HIROMI\* and Ikuo NINOMIYA\*

**Summary** : Homobaric leaf does not have bundle sheath extension, while heterobaric leaf has it. The bundle sheath extension in heterobaric leaf divides into the mesophyll and makes many small compartments. On the other hand, the homobaric leaf does not extend the bundle sheath, so the mesophyll is uniform. Because of stomatal heterogeneity, the heterobaric leaf can save the water consumption by the stomatal patchiness. So we assumed that the amount of water required by heterobaric leaf is less than that of homobaric leaf, and trees with heterobaric leaf will be more adaptable to drought condition. To test this hypothesis, we investigated the leaf anatomical features in relation to soil water condition, adult wood appearance and plants evolution process.

We investigated 160 species from 53 families. Heterobaric species included families *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Magnoliaceae* etc. while homobaric species included families *Theaceae*, *Aquifoliaceae*, *Elaeagnaceae*, *Caprifoliaceae* etc. Increase in the number of heterobaric species was related to the soil water condition. Tall trees tended to have heterobaric leaf while shrub trees tended to have homobaric leaf. *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Magnoliaceae*, are considered primitive, had heterobaric leaf for all species of these families. On the other hand, species in evolved families tended to have homobaric leaf.

**要 旨** 広葉樹の葉には、維管束鞘延長部が未発達な等圧葉と、維管束鞘延長部が発達し、表皮まで伸びて葉肉組織を分断する異圧葉がある。異圧葉では気孔が不均一に開くことによって、蒸散可能な部分の面積が変化し、全体的な蒸散量を抑制できると考えられる。そうならば異圧葉という形態は

---

\* 森林資源生物研究室 Laboratory of Forest Resource Biology

乾生形態の一つとなり、異圧葉を持つ樹種は乾燥地により適応できるだろう。この仮説を検証するために、土壌水分条件と葉の形態との関係を調査した。また等圧葉と異圧葉の生態的役割の違いを成木の生活型から考察した。両者の進化上の出現順序を考えるべく、等圧葉・異圧葉の分類をエングラの示す系統進化に当てはめた。土壌水分条件の変化と形態の関係については、土壌水分条件が悪くなるに従い、異圧葉を持つ樹木の個体数が増加し、種数が減少した。進化について53科160種について調査した結果、異圧葉を持つ種は特にブナ科、カバノキ科、モクレン科に多く現れた。また水辺の植生とされるミズキやケヤキも異圧葉である事が分かった。対して、等圧葉はツバキ科、グミ科、モクセイ科、スイカズラ科に多く出現するという事が分かった。エングラの示した進化方向にそって考察すると、原始型とされるブナ科、カバノキ科、モクレン科などに含まれる種は全て異圧葉を持つ種で、進化型のモチノキ科、アカネ科、スイカズラ科などでは等圧葉を持つ種の占める割合が多いと言う結果を得た。すなわち、進化するにつれて維管束鞘延長部は発達しなくなる傾向が見られた。成木の生活型をみると、異圧葉は高木種に多く、等圧葉は低木種に多いという傾向があった。

## 1. はじめに

葉は、その構造により、異圧葉と等圧葉の二つに大きく分類する事ができる。植物の葉には維管束があり、その周囲を維管束鞘という構造が取り巻いている。異圧葉では維管束鞘が上下の表皮細胞にまで十分に伸長した構造がみられ、これを維管束鞘延長部と言う(図1)。一方、等圧葉は、葉の両面への維管束鞘の伸張が不十分なので、葉肉組織が一枚の葉の中で連続した構造を持つ。異圧葉では維管束鞘延長部が隔壁となって、葉肉組織が分断され、ユニット化された構造をしている。(Wylie, 1952; Terasima et al, 1988)

異圧葉の維管束鞘延長部は水分やガスを通さず、葉緑体を持たない。よって、これに区切られたユニットは、維管束を経なければ水分やガスの交換が不可能な独立した空間となる。葉では、水分欠乏により葉全体にまんべんなく水分を供給できなくなると、気孔の孔辺細胞の膨圧低下が生じ、急速に気孔が閉鎖する。気孔が閉鎖すると水分の蒸散放出は無くなり、光合成が停止する。

もし、葉に供給されるはずの水分が、乾燥など、何らかの理由で減少すれば、等圧葉では、葉全体の水分含有量が減少し、全面的な気孔閉鎖が起こって光合成活動が停止してしまう。しかし異圧葉ならば、各ユニットごとに気孔を開閉する事で、水分含有量の多いユニットと少ないユニットを作り、部分的な蒸散を起こして葉温上昇を防ぎ、ガス交換を行う事が出来る。つまり必要最低限の水で蒸散を行い、かつ光合成を行えるのである。

そこで、「異圧葉を持つ樹木は、葉肉組織をユニット化することで水の利用効率を高め、耐乾燥性を獲得して、乾燥地への環境適応をしている」と言う仮説を立てた。本研究では米野々演習林2林班・を-1小班に見られる水分条件の異なる4タイプの土壌の分布と、異圧葉を持つ樹木・等圧葉を持つ樹木の分布との関わりを明らかにする事でこの仮説を検証する。さらに両構造の生態的な意義を考え、進化上の出現順序を明らかにする事を目的とした。

## 2. 材料と方法

愛媛大学附属米野々演習林、石鎚山、睦月島、愛媛大学農学部構内、松山市内の日尾八幡神社、松

山市緑化センターで、合計26目54科160種の葉を採集した。まず、採集した葉が等圧葉か異圧葉かを判断するために、葉を剃刀で切り、内部構造を光学顕微鏡で観察した。

土壌水分条件と等圧葉、異圧葉の分布との関係を考える為に、米野々演習林2林班・を-1小班にて調査を行い、そこに出現する等圧葉、異圧葉を持つ樹木の分布と土壌の関係を調べた。土壌水分条件については辻田ら(1986)に従い、2林班を-1小班的土壌をBB型土壌・BC型土壌・BP(d)型土壌・BD型土壌の4タイプに分類した。この分類は褐色森林土を湿度別に分けたもので、一般的に広く用いられている。この中では、BB型土壌が一番乾燥しており、尾根に分布する。そして、BC型土壌・BP(d)型土壌・BD型土壌の順で湿潤になり、分布域が斜面下側になる(ニューフォレストーズ・ガイド p194-195)。これら4タイプの土壌分布と等圧葉樹種・異圧葉樹種の分布を比較した。

文献(尼川・長田,1988)に従い、成木の生活型を小低木(成木の樹高1m以下)、低木(1~3m)、大低木(3~4m)、小高木(4~8m)、高木(8~20m)、大高木(成木の樹高が20mを越えるもの)の6つのタイプに分け、これと葉の形態の関係から、異圧葉の生態的な意義を考察した。

進化と内部形態との関係については、エングラの示した系統進化(清水,1978)の順に科を並べ、科の中に含まれる全種の中に異圧葉を持つものがどれくらいの割合で存在するかを見て、どちらの形態が原始的なのかということ調べた。

### 3. 結 果

#### 3.1 解剖結果

採集した全ての葉は、等圧葉、異圧葉、中間形態の三つの形態に分類できた(図1)。等圧葉はまったく維管束鞘延長部の見られなかったもの、異圧葉は維管束鞘延長部がはっきりと見られたものである。中間形態としたものは、主脈の維管束鞘延長部が葉を左右に二分し、左右の葉肉組織が等圧葉の

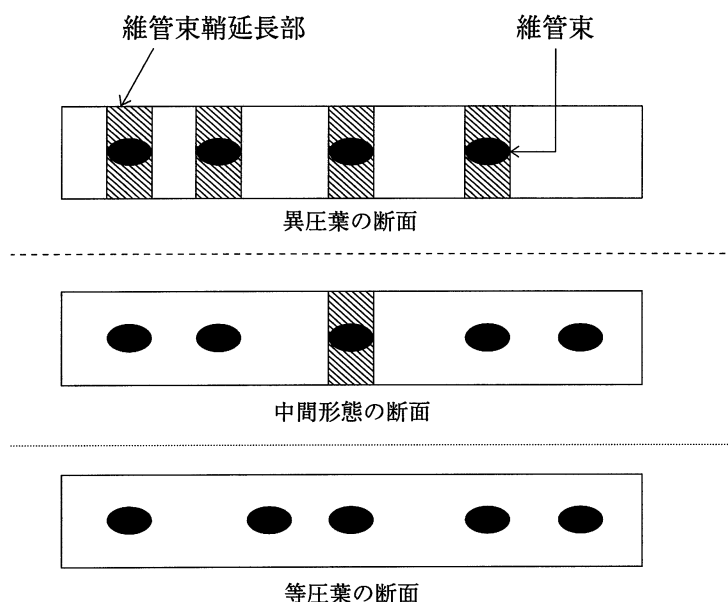


図1 葉の断面の模式図。

黒く丸い部分は維管束。斜線部は維管束鞘延長部。異圧葉では維管束の周りに維管束鞘延長部が存在するが、等圧葉では存在しない。主脈のみに維管束鞘延長部が見られたものは中間形態とした。

形態を示したものとした。表1には、採集した葉の種類と、それらの解剖結果を示す。

表1 採取した葉の分類

種子植物	目名	科名	種名	採集場所	葉の形態	生活型
被子植物 双子葉植物 離弁花類	ブナ目	カバノキ科	アカシデ	米野々演習林	異圧葉	高木
			イヌシデ	米野々演習林	異圧葉	高木
クマシデ	米野々演習林		異圧葉	高木		
ヒメヤシャブシ	石鎚山		異圧葉	小高木		
ヤシャブシ	石鎚山		異圧葉	高木		
ハンノキ	米野々演習林		異圧葉	高木		
ミズメ	石鎚山		異圧葉	高木		
ブナ科	イチイガシ		学内	異圧葉	大高木	
	アカガシ		米野々演習林	異圧葉	高木	
	ウラジロガシ		米野々演習林	異圧葉	高木	
	シラカシ		米野々演習林	異圧葉	高木	
	ミズナラ	米野々演習林	異圧葉	大高木		
	アラカシ	米野々演習林	異圧葉	高木		
	シリブカガシ	緑化センター	異圧葉	高木		
	コナラ	米野々演習林	異圧葉	大高木		
	カシワ	学内	異圧葉	高木		
	クヌギ	米野々演習林	異圧葉	高木		
	アベマキ	米野々演習林	異圧葉	高木		
	ウバメガシ	学内	異圧葉	高木		
	イヌブナ	米野々演習林	異圧葉	大高木		
	ブナ	米野々演習林	異圧葉	大高木		
	クリ	米野々演習林	異圧葉	高木		
	マテバシイ	米野々演習林	異圧葉	高木		
	コジイ	日尾八幡神社	異圧葉	高木		
クルミ目	クルミ科	オニグルミ	日尾八幡神社	異圧葉	高木	
		ノグルミ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		サワグルミ	石鎚山	異圧葉	高木	
イラクサ目	ニレ科	アキニレ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		ムクノキ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		エノキ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		ケヤキ	米野々演習林	異圧葉	大高木	
	クワ科	イヌビワ	米野々演習林	異圧葉	低木	
		ヤマグワ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		ヒメコウゾ	米野々演習林	異圧葉	低木	
タデ目	タデ科	イタドリ	陸月島	異圧葉		
モクレン目	モクレン科	タイサンボク	学内	異圧葉	高木	
		コブシ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		タムシバ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		モクレン	学内	異圧葉	高木	
		ホオノキ	米野々演習林	異圧葉	大高木	
		クスノキ科	ダンコウバイ	米野々演習林	異圧葉	大低木
			クロモジ	米野々演習林	異圧葉	低木
			カナクギノキ	米野々演習林	異圧葉	高木
			ヤブニッケイ	米野々演習林	異圧葉	高木
			クスノキ	米野々演習林	異圧葉	大高木
	ホソバタブ		米野々演習林	異圧葉	高木	
	タブノキ		米野々演習林	異圧葉	高木	
	シロダモ		米野々演習林	異圧葉	高木	
	シロモジ		米野々演習林	異圧葉	大低木	
	シキミ科		シキミ	米野々演習林	等圧葉	大低木
	フサザクラ科	フサザクラ	米野々演習林	異圧葉	高木	
	カツラ科	カツラ	学内	異圧葉	大高木	

種子植物	目名	科名	種名	採集場所	葉の形態	生活型
被子植物 双子葉植物 離弁花類	キンボウゲ目	メギ科	メギ	石鎚山	異圧葉	低木
		アケビ科	アケビ ミツバアケビ	陸月島 米野々演習林	異圧葉 異圧葉	ツル ツル
	オトギリソウ目	ツバキ科	モッコク	米野々演習林	等圧葉	高木
			サカキ	米野々演習林	等圧葉	高木
			ヒサカキ	米野々演習林	等圧葉	高木
			ヤブツバキ	米野々演習林	等圧葉	小高木
			ヒメシヤラ	石鎚山	異圧葉	高木
	マンサク目	マンサク科	マンサク	石鎚山	中間形態	大低木
			モミジバフウ	学内	異圧葉	大高木
		ユキノシタ科	ウツギ	米野々演習林	中間形態	低木
			コガクウツギ バイカウツギ イワガラミ	米野々演習林 学内 石鎚山	異圧葉 異圧葉 異圧葉	低木 低木 ツル
	トベラ科	トベラ	伊予丘八幡宮	異圧葉	低木	
	バラ目	バラ科	ウラジロノキ	米野々演習林	異圧葉	高木
			ナナカマド	米野々演習林	異圧葉	高木
			アズキナシ	石鎚山	異圧葉	高木
			コゴメウツギ	石鎚山	異圧葉	低木
			ザイフリボク	石鎚山	異圧葉	高木
			ケカマツカ	石鎚山	異圧葉	大低木
			ヤマザクラ	米野々演習林	異圧葉	大高木
			ビワ	陸月島	異圧葉	高木
		シャリンバイ	陸月島	異圧葉	低木	
		マメ科	ネムノキ キハギ ジャケツイバラ	米野々演習林 日尾八幡神社 米野々演習林	等圧葉 異圧葉 等圧葉	高木 低木 低木
トウダイグサ目	トウダイグサ科	シラキ	米野々演習林	中間形態	小高木	
		アカメガシワ	米野々演習林	中間形態	高木	
ユズリハ科	ユズリハ	繁多寺	異圧葉	小高木		
ミカン目	ミカン科	サンショウ	米野々演習林	異圧葉	低木	
		イヌザンショウ	米野々演習林	異圧葉	低木	
		カラスザンショウ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		ミヤマシキミ	米野々演習林	等圧葉	低木	
センダン科	センダン	学内	中間形態	高木		
ムクジロ目	ウルシ科	ヤマウルシ	米野々演習林	中間形態	小高木	
		ヌルデ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		ツタウルシ	石鎚山	中間形態	ツル	
		ハゼノキ	陸月島	中間形態	高木	
	カエデ科	チドリノキ	石鎚山	異圧葉	高木	
		ウリハダカエデ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		コハウチワカエデ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		イタヤカエデ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		アサノハカエデ	石鎚山	異圧葉	高木	
		ウリカエデ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		ヤマモミジ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		コミネカエデ	米野々演習林	異圧葉	高木	
		イロハモミジ	米野々演習林	異圧葉	高木	
フカギレオオモミジ	米野々演習林	異圧葉	高木			
アワブキ科	アワブキ	米野々演習林	中間形態	高木		
トチノキ科	トチノキ	米野々演習林	異圧葉	大高木		
ニシキギ目	ニシキギ科	マサキ	陸月島	等圧葉	大低木	
		ツリバナ	石鎚山	異圧葉	低木	
	モチノキ科	ソヨゴ タラヨウ ナナミノキ	石鎚山 米野々演習林 米野々演習林	等圧葉 等圧葉 異圧葉	高木 高木 高木	

種子植物	目名	科名	種名	採集場所	葉の形態	生活型	
被子植物	ニシキギ目	モチノキ科	イヌツゲ	米野々演習林	等圧葉	大低木	
			アオハダ	米野々演習林	中間形態	高木	
双子葉植物		ミツバウツギ科	ミツバウツギ	日尾八幡神社	中間形態	低木	
離弁花類			ゴンズイ	日尾八幡神社	中間形態	小高木	
	クロウメモドキ目	クロウメモドキ科	ケンボナシ	米野々演習林	異圧葉	大高木	
		ブドウ科	ヤマブドウ	石鎚山	異圧葉	ツル	
	アオイ目	アオギリ科	アオギリ	学内	異圧葉	高木	
		ホルトノキ科	ホルトノキ	伊予丘八幡宮	等圧葉	小高木	
		シナノキ科	シナノキ	石鎚山	異圧葉	大高木	
	フトモモ目	グミ科	ナワシログミ	米野々演習林	等圧葉	低木	
			アキグミ	陸月島	中間形態	低木	
			オオバグミ	陸月島	中間形態	低木	
		ジンチョウゲ科	ミツマタ	米野々演習林	中間形態	低木	
		ミソハギ科	サルスベリ	学内	中間形態	小高木	
	スマレ目	ヒルギ科	メヒルギ	学内	等圧葉	小高木	
		キブシ科	キブシ	米野々演習林	異圧葉	大低木	
	セリ目	ミズキ科	ミズキ	米野々演習林	異圧葉	高木	
			クマノミズキ	米野々演習林	中間形態	高木	
			ハナイカダ	米野々演習林	中間形態	低木	
			ヤマボウシ	米野々演習林	中間形態	高木	
アオキ			米野々演習林	等圧葉	低木		
ウコギ科		ヤツデ	米野々演習林	異圧葉	低木		
		タラノキ	米野々演習林	異圧葉	大低木		
		コシアブラ	米野々演習林	異圧葉	高木		
		カクレミノ	米野々演習林	異圧葉	高木		
		キヅタ	陸月島	等圧葉	ツル		
ウリノキ科	ウリノキ	米野々演習林	異圧葉	低木			
合弁花類	ツツジ目	ツツジ科	シャクナゲ	米野々演習林	異圧葉	大低木	
			ミツバツツジ	米野々演習林	異圧葉	低木	
			スノキ	米野々演習林	中間形態	低木	
			シャシャンボ	陸月島	中間形態	大低木	
			ネジキ	米野々演習林	異圧葉	小高木	
			シロドウダン	米野々演習林	等圧葉	低木	
			リョウブ科	リョウブ	米野々演習林	異圧葉	小高木
サクラソウ目			ヤブコウジ科	タイミンタチバナ	伊予丘八幡宮	等圧葉	高木
カキ目			ハイノキ科	ハイノキ	米野々演習林	等圧葉	小高木
				タンナサワフタギ	米野々演習林	中間形態	大低木
モクセイ目			エゴノキ科	エゴノキ	米野々演習林	中間形態	小高木
				オオバアサガラ	米野々演習林	異圧葉	高木
				ネズミモチ	米野々演習林	等圧葉	大低木
リンドウ目			キョウチクトウ科	イボタノキ	陸月島	中間形態	低木
				アオダモ	石鎚山	中間形態	高木
				テイカカズラ	陸月島	等圧葉	ツル
アカネ目	アカネ科	キョウチクトウ	学内	等圧葉	大低木		
		ルリミノキ	日尾八幡神社	中間形態	低木		
		ミヤマガマズミ	米野々演習林	中間形態	小高木		
		オオカメノキ	石鎚山	中間形態	小高木		
ナス目	クマツヅラ科	サイゴクベニバナ	米野々演習林	異圧葉	低木		
		クサギ	米野々演習林	中間形態	低木		
		ムラサキシキブ	米野々演習林	異圧葉	低木		
		ヤブムラサキ	米野々演習林	異圧葉	低木		
	ノウゼンカズラ科	キリ	陸月島	異圧葉	高木		

### 3.2 等圧葉樹種・異圧葉樹種の分布と土壤水分条件

図2は調査区の土壤分布を示す地図である(辻田,1986より引用)。この調査区の土壤はBB型土壤,

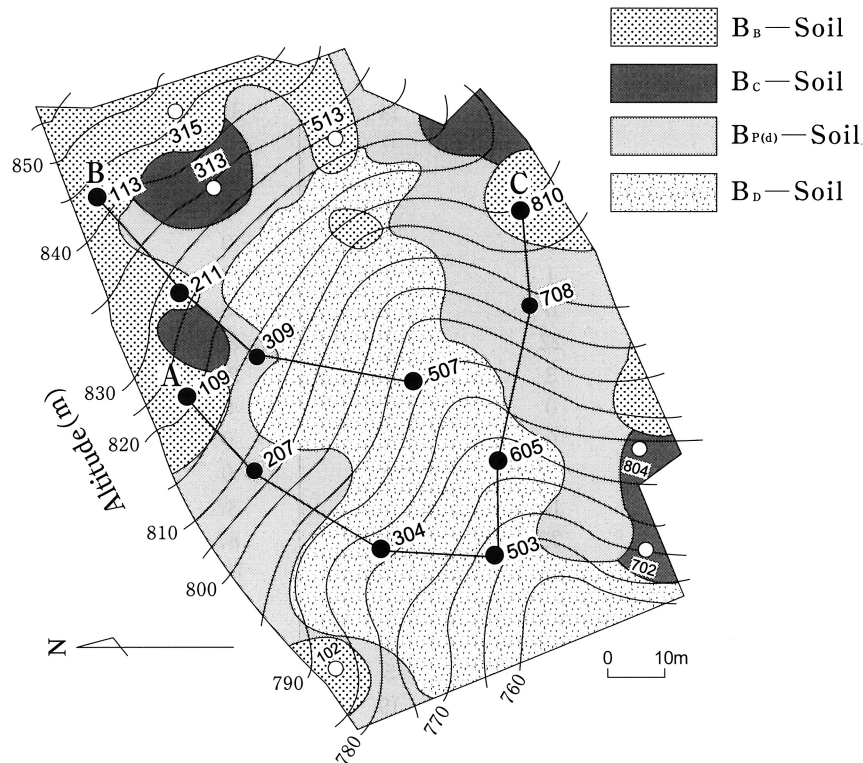


図2 調査プロット地図 (辻田ら, 1986より引用)

BC型土壤, BP(d)型土壤, BD型土壤の四つに分けられる。BB型土壤は尾根部の最も乾燥した土壤であり, BC型土壤, BP(d)型土壤, BD型土壤になるにつれて湿潤な土壤になる。BD型土壤は最も谷部に分布する。この調査区内に出現した植物を等圧葉・中間形態・異圧葉に分類し, 生活型と土壤別の出現個体数を調査した。この結果を表2に示す。

各土壤型ごとに, 出現した全樹種に占める等圧葉樹種・中間形態樹種・異圧葉樹種の個体数割合を調べた(図3)。BB型土壤からBC型土壤に移ると, 等圧葉樹種の個体数割合が減少し, 異圧葉樹種の個体数割合が増加した。しかし逆に, BC型土壤からBD型土壤へ移ると等圧葉樹種の個体数割合が増加し, 異圧葉樹種の個体数割合が減少した。

土壤型別に出現する各形態を備えた樹木の種数を比較すると, BB型土壤からBD型土壤に移る

各土壤型に出現する個体数の割合

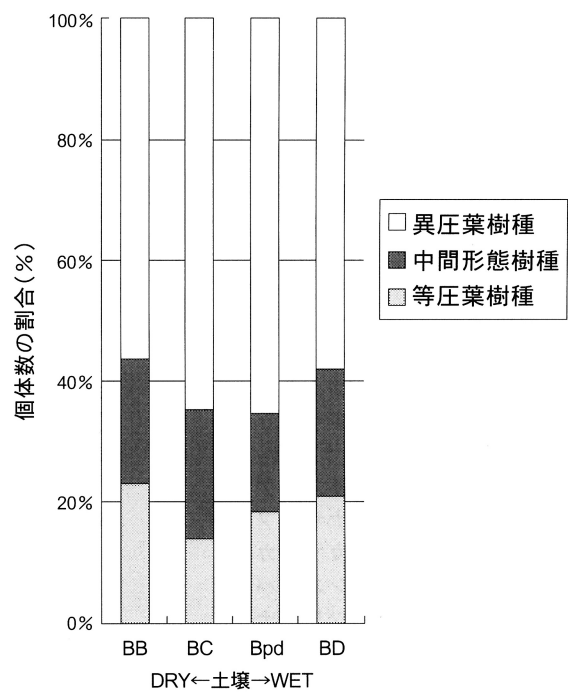


図3 各土壤型に現れた等圧葉樹種・中間形態樹種・異圧葉樹種の個体数割合

表2 米野々演習林の調査区内の樹種と葉の形態と生活型

葉の種類	和名	BB型土壌	BC型土壌	Bpd型土壌	BD型土壌	生活型
異圧葉	イヌブナ	1	0	3	0	大高木
異圧葉	ケンボナシ	2	1	7	7	大高木
異圧葉	ヤマザクラ	3	2	2	0	大高木
異圧葉	ホオノキ	1	0	2	5	大高木
異圧葉	コナラ	19	14	18	5	大高木
異圧葉	ケヤキ	0	0	0	6	大高木
異圧葉	ミズナラ	6	2	8	4	大高木
異圧葉	ブナ	7	4	8	1	大高木
等圧葉	ヒサカキ	0	2	0	0	高木
中間形態	クマノミズキ	1	0	2	16	高木
中間形態	アカメガシワ	0	0	3	4	高木
中間形態	アオハダ	22	5	22	8	高木
中間形態	アワブキ	3	5	22	16	高木
異圧葉	シロダモ	0	0	0	2	高木
異圧葉	チドリノキ	0	0	0	12	高木
異圧葉	ヒノウチワカエデ	0	0	0	2	高木
異圧葉	イロハモミジ	10	13	37	37	高木
異圧葉	アカシデ	22	16	87	19	高木
異圧葉	イヌシデ	33	31	100	43	高木
異圧葉	コハウチワカエデ	61	18	35	12	高木
異圧葉	イタヤカエデ	10	10	29	29	高木
異圧葉	ウリハダカエデ	10	5	23	1	高木
異圧葉	ウラジロノキ	15	19	33	6	高木
異圧葉	クリ	14	6	27	13	高木
異圧葉	ミズキ	2	2	15	40	高木
異圧葉	カラスザンショウ	2	1	7	10	高木
異圧葉	ヨグソミネバリ	0	2	0	0	高木
等圧葉	ネムノキ	1	4	4	1	小高木
等圧葉	ソヨゴ	18	4	2	0	小高木
等圧葉	ヤブツバキ	16	5	40	40	小高木
中間形態	シラキ	47	22	52	61	小高木
中間形態	ヤマボウシ	0	2	0	0	小高木
中間形態	アオダモ	26	5	3	1	小高木
中間形態	ヤマウルシ	16	10	13	4	小高木
中間形態	エゴノキ	10	11	9	11	小高木
異圧葉	フサザクラ	0	0	0	3	小高木
異圧葉	カナクギノキ	0	1	0	4	小高木
異圧葉	ネジキ	63	11	26	2	小高木
異圧葉	リョウブ	73	25	76	46	小高木
異圧葉	ウリカエデ	0	0	3	0	小高木
異圧葉	ヤマグワ	0	0	1	2	小高木
異圧葉	タムシバ	0	1	0	0	小高木
異圧葉	アサガラ	0	0	0	3	小高木
等圧葉	シキミ	98	28	115	88	大低木
等圧葉	イヌツゲ	18	0	7	3	大低木
中間形態	タンナサワフタギ	1	0	0	0	大低木
異圧葉	カマツカ	12	9	31	36	大低木
異圧葉	ダンコウバイ	4	3	5	2	大低木
異圧葉	ツリバナ	0	0	4	14	大低木
中間形態	アキグミ	2	0	0	0	低木
中間形態	サワフタギ	7	3	14	11	低木
異圧葉	ミツバツツジ	0	0	1	0	低木
異圧葉	ムラサキシキブ	0	0	0	0	低木



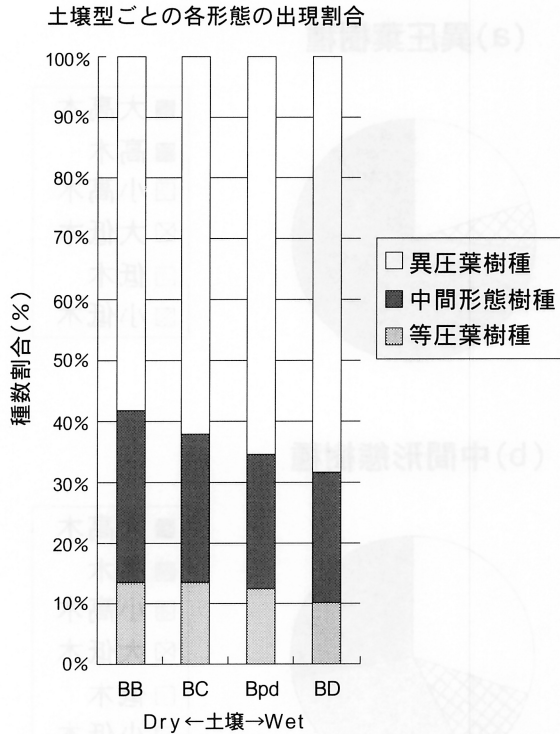


図4 各土壌型に現れた等圧葉樹種・中間形態樹種・異圧葉樹種の種数の割合

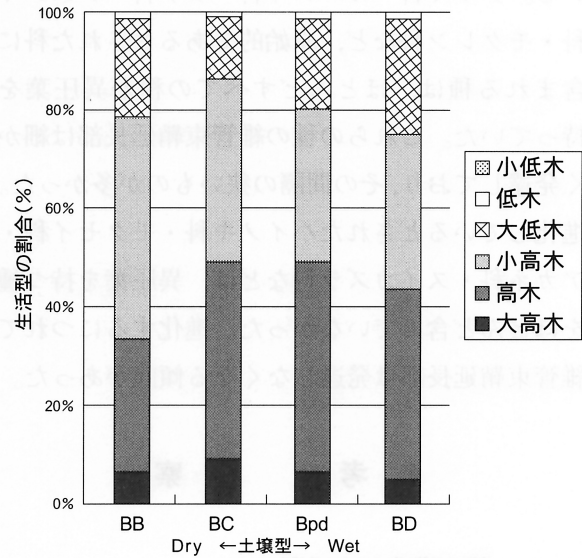


図5 各土壌型に見られた種の、各生活型の割合

BB 土壌には高木が少なく、他の土壌よりも小高木以下の生活型を持つ種の占める割合が多い。

に従って、異圧葉樹種の種数は増加し、等圧葉樹種と中間形態樹種の種数は減少した (図4)。

等圧葉樹種は、土壌が乾燥すると個体数が減り、種数が増えた。反対に異圧葉樹種は土壌が乾燥すると個体数が増え、種数が減った。

さらに、各土壌型別に出現する樹種の生活型を調べると、谷筋には高木が多く、尾根筋には低木が多くなるということがわかった (図5)。

### 3.3 生活型と葉の内部形態

図6は、採集した全ての種について、葉の内部形態と成木の生活型との関係を調べた結果である。図6(a)は異圧葉を持つ樹木を、大高木・高木・小高木・大低木・低木・小低木の6つの生活型に分けたものである。全異圧葉樹種の7割近くが大高木と高木の生活型に分類され、2割ほどが低木の生活型に分類された。図6(b)は中間形態樹種を分類した結果、図6(c)は等圧葉樹種を分類した結果である。等圧葉樹種の内、高木に分類されたものは3割に満たず、大高木に分類された等圧葉樹種はなかった。7割近くは小高木以下の生活型に分類された。中間形態樹種は生活型の分類でも等圧葉と異圧葉の中間的な様子を示した。ここでも大高木に分類されたものはなかった。異圧葉樹種では高木の割合が多くなり、等圧葉樹種では低木の割合が多くなる傾向があった。大高木になるものは全て異圧葉樹種であった。

### 3.4 葉の構造と進化

図7は、採集した植物を科にまとめ、これをエングララーの示す系統進化の順に従って並べたもので、その中に現れた異圧葉を持つ種の割合を示している。図は進化の順に下から上へと進むようになって

いる。クルミ科・カバノキ科・ブナ科・クスノキ科・モクレン科など、原始的であるとされた科に含まれる種は、ほとんどすべての種が異圧葉を持っていた。これらの種の維管束鞘延長部は細かく発達しており、その間隔の狭いものが多かった。進化しているとされたハイノキ科・モクセイ科・アカネ科・スイカズラ科などは、異圧葉を持つ種をほとんど含んでいなかった。進化するにつれて維管束鞘延長部は発達しなくなる傾向があった。

#### 4. 考 察

##### 4.1 葉の構造と生活型

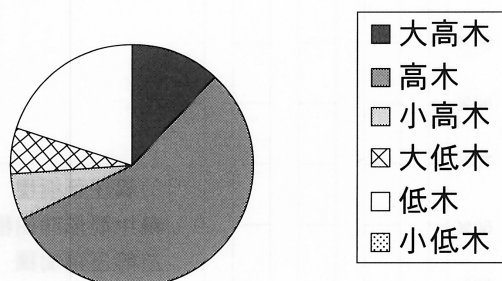
葉の構造と生活型との関わりを調べると、高木になる種には異圧葉を持つものが多く、低木となる種には等圧葉が多いことがわかった。

森林内の高木の樹冠部にある葉は直射日光を受けやすくなり、夏の日中は葉温が著しく上昇する。葉温を下げるためには蒸散を行わねばならないが、そのために使用される水分量は供給量を遙かに上回ることが多い(広見ら,1999)。そのため特に熱帯の高木の樹冠部では水分ストレスが問題となる。Goldsteinらは、熱帯の樹木の蒸散速度が午後から大きく減少するのは、午前中に樹体内の貯水を使い果たし、午後からは根からの給水のみで蒸散を行うためであるとして、午後は水分供給量が減少するために樹冠部の水ストレスが大きくなることを示している(Goldstein et al,1998)。

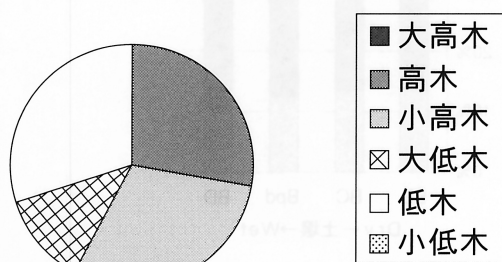
異圧葉は、葉の内部に「維管束鞘延長部」という仕切りを持つことで、葉の組織を分割している。

異圧葉の気孔がパッチ状に開閉すると、開いた気孔に近い部分の組織からの蒸散が起こる。閉じた気孔に近い部分の組織は蒸散を起こさないが、維管束鞘延長部がこの二つの部分の水移動を不可能にするために、閉じた気孔に近い部分の組織は水を保持することが出来る。このため異圧葉は水分消費を少なく抑えるのに都合のいい構造であると思われる。従って異圧葉の構造と機能は植物に耐乾燥性を与えるものと考えられた。実際、水分条件別の分布を見たところでは、乾燥するにつれて異圧葉樹種の個体数が増えていた(図3)。しかし強乾燥条件ではこの傾向が当てはまらなかった。むしろ、葉の構造は土壤水分条件よりも生活型に関係が深いことが示された(図6)。異圧葉は大高木・高木に見られることが多く、等圧葉は小高木以下の樹高の樹木に多く見られた。このことは樹木の樹高の違

(a) 異圧葉樹種



(b) 中間形態樹種



(c) 等圧葉樹種

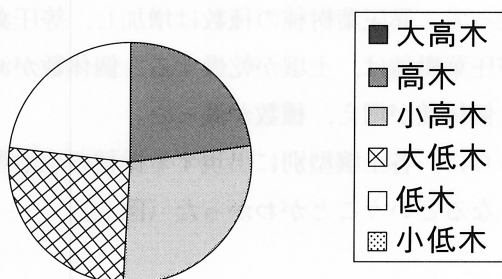


図6 異圧葉樹種・中間形態樹種・等圧葉樹種の生活型

葉の形態別に樹木の生活型を大高木・高木・小高木・大低木・低木・小低木の六つに分類した。

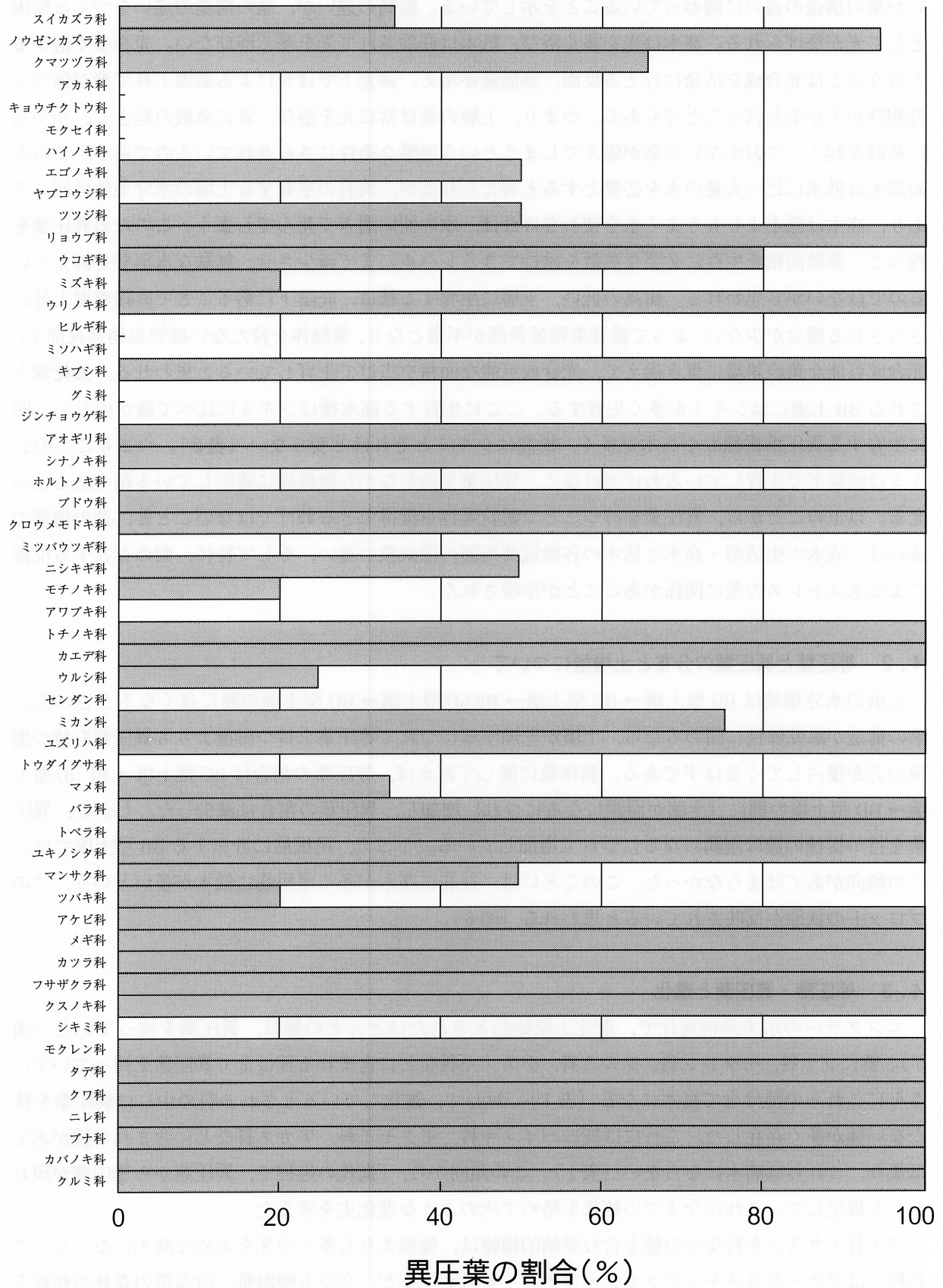


図7 広葉樹の進化と異圧葉樹種の割合

エングラールの示した系統進化の順に科を並べた。各バーは科の異圧葉樹種の割合 (%)

いが葉の構造の違いに関わっていることを示している。樹高の違いが、葉の構造の違いをつくる原因として光が挙げられる。高木は光を多く浴び、低木は庇陰されて光を多く浴びない。光を多く浴びると言うことは光合成を活発に行える反面、蒸散量が増え、強光下では光による葉温上昇で葉が傷つく可能性が上がると言うことでもある。つまり、上層の葉は常に光を浴び、常に蒸散の起きる、かつ常に蒸散を起こしておかないと葉が傷んでしまうという過酷な条件にさらされているのである。このため高木は低木に比べ大量の水を必要とすると考えられるが、両者の生育する土壤の水分条件は同じであり、高木は低木よりもうまく水を使わなければ、水の使い過ぎで死んでしまう。このため異圧葉を持って、蒸散面積を生存に必要な蒸散を維持できるレベルにまで減少させ、無駄な水消費を抑えているのではないかと思われる。樹高の低い、下層に生育する種は、庇陰下にあることで直接葉温上昇にさらされる機会が少ない。よって維管束鞘延長部が不要となり、葉緑体を持たない維管束鞘延長部を、光合成可能な葉肉組織に置き換えて、光合成可能な面積を広げて生育していると思われる。強乾燥とされる BB 土壤にはシキミが多く生育する。ここに生育する高木種はシキミに比べて数が少ない。他に生育する異圧葉樹種も小高木が多く、樹高はシキミとそれほど変わらない (表 2)。つまりこのシキミは庇陰下で生育しているわけではなく、等圧葉を持ちながら強乾燥に適応している種であると言える。以上のことから、異圧葉を持つことで耐乾燥性を獲得できるわけではないことと、葉の構造の違いは、成木の生活型・高木と低木の各樹冠部周囲の微気象の違い、そして特に、葉の存在する位置による水ストレスの差に関係があることが示唆された。

#### 4.2 等圧葉と異圧葉の分布と土壤型について

土壤の水分環境は BB 型土壤→BC 型土壤→BP (d) 型土壤→BD 型土壤の順に良くなるとされる。葉の構造が耐乾燥性に関わるなら、土壤が乾燥するにつれて等圧葉を持つ樹種よりも異圧葉を持つ樹種の方が優占してくるはずである。個体数に関して言えば、等圧葉の割合は BC 型土壤→BP (d) 型土壤→BD 型土壤の順に (土壤が湿潤になるにつれ) 増加し、異圧葉の割合は減少した。しかし、異圧葉を持つ樹種の数は湿潤になるにつれて増加している。ここで、尾根筋に分布する BB 型土壤では、この傾向があてはまらなかった。このことには、谷筋に高木が多く尾根筋に低木が多いという、このプロットの状態が反映されていると思われる (図 6)。

#### 4.3 等圧葉・異圧葉と進化

エングラの示す系統進化で、進化上原始的とされたほとんどの種は、異圧葉を持っていた (図 7)。特にブナ科、モクレン科、クルミ科、クスノキ科などに含まれる種は全て異圧葉を持っていて、さらにこれらの種は全て高木になる (表 1)。対して、進化しているとされる科の中には異圧葉を持たない種が多く存在した。これには特にハイノキ科、モクセイ科、アカネ科などに含まれる種があてはまり、これらは高木にならない (表 1)。この傾向から、「進化の過程で、異圧葉から等圧葉が現れた」と仮定して、これに今までの結果を絡めて次のような進化史を考えた。

ブナ科・クスノキ科などの種を含む原始的植物は、他種よりも多くの光を求めて高木になった。この科にはブナ・クスノキ・アラカシ・コナラ・ミズナラなど、今でも暖温帯、冷温帯の森林の相観を決定する高木種が含まれる。林冠部をしめる機会の多いこれらの種は、日射の強い夏は蒸散による水分消費が多くなる。この蒸散量を抑えるために、光合成組織を犠牲にして維管束鞘延長部を発達させた。その後、林冠を占有できなかった種は、林分の下層域すなわち暗所でも生活できるように耐陰性

を獲得した。強光にさらされることのなくなった低木は、蒸散を抑える必要がなくなり、維管束鞘延長部を光合成可能な組織に置き換えていったのではないかと考えられる。

## 5. 結 論

本研究では、葉の構造の違いが樹木に耐乾燥性をもたらすかどうかについて、生育場所の水分条件・成木の生活型に焦点を当て、調査と考察を行った。また葉の構造の違いと進化との関わりについても調査と考察を行った。異圧葉は、蒸散面積を変化させる事で蒸散量を抑え、高木が受ける日変化的な水ストレスに順応して、絶えることなく水分を供給することができる葉である（広見ら,1999）。よって植物が高木になるには非常に有用な光合成組織であると思われる。本研究では、異圧葉を持つ樹木は高木になる傾向が見られたことから、温帯の樹冠部でも日変化的な水ストレスが作用しており、これを緩和すべく高木が異圧葉を持ちやすくなっている可能性が示唆された。異圧葉という構造は、水分利用法の一つとして部分的に蒸散を制限して、無駄な水消費を防ぐことを可能にする構造であり、樹木は異圧葉を備えて乾燥地に適応するわけではない、と考えられる。しかし、日変化しない、つまり降水量が少ないなどの恒久的な水ストレスのかかるところでは、植物は葉の維管束鞘延長部以外のものを変化させている。例えば砂漠のサボテンなどがそうで、クチクラ層を厚くする、多肉になる、針葉になる、気孔の形を変える、葉面境界層抵抗を増加させるように毛を生やす、樹高を下げるなどの別の乾性形態を発達させるものと思われる（神谷,1933）。進化について今回の結果からは、異圧葉は原始的な形態であり、かつて樹木は異圧葉を持って樹高を高める方へ進化していったが、やがて耐陰性を獲得して林分下層を占めるように適応放散し、乾燥ストレスのない環境では必要のない維管束鞘延長部を失うように葉の構造を変化させていったと考えられる。

## 参 考 文 献

- 尼川大録, 長田武正 (1988) 検索入門 樹木(1), 207pp. 保育社  
尼川大録, 長田武正 (1988) 検索入門 樹木(2), 206pp. 保育社  
馬場多久男 (1999) 葉でわかる樹木 396 pp, 信濃毎日新聞社  
Goldstein.G, J.L.Aadrade, F.C.Meinzer, N.M.Holbrook, J.Cavelier, P.Jackson & A.Celis  
(1998) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees.  
Plant Cell and Environment (21): 397-406.  
紙野伸二 (1996) ニューフォレスト・ガイド p194- 195 社団法人 全国林業改良普及協会  
神谷辰三 (1933) 植物地理学; 100-101  
刈住 昇 (1979) 樹木根系図説, 1121pp.  
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測度の調節 日本生態学会誌49: 83-90.  
佐竹義輔, 原寛 (1989) 日本の野生植物 木本(I), 321pp. 平凡社  
佐竹義輔, 原寛 (1989) 日本の野生植物 木本(II), 305pp. 平凡社  
清水建美 (1978) 週間朝日百科 世界の植物 創刊号別冊付録, 4-6, 朝日新聞社  
Terasima I., Wong S.C., Osmond B. & Farquhar G.D. (1988) Characterisation of Non-Uniform

Photosynthesis Induced by Abscisic Acid in Leaves Having Different Mesophyll Anatomies.  
Plant Cell phisiol. 29(3) : 385-394.

辻田 昭夫, 二宮 生夫, 萩野 和彦 (1986) 米野々演習林のモミ・ツガ天然生林における森林土  
壤の理化学性と斜面地形との関係 愛媛大学農学部演習林報告. 24 : 97-110.

Wylie R.B. (1952) The bundle sheath extension in leaves of Dicotyledons. American journal of  
botany 39 : 645-651.