

本州中部山地におけるブナの葉の形態的变化に関する研究

白石 貴子*

渡辺 定元**

I. はじめに

1992年6月にブラジルのリオデジャネイロで開催された「環境と開発に関する国連会議」、通称地球サミット以降、森林の持つ資源価値がますます注目されるようになった。そして地球温暖化の対策の一端として、森林の炭素固定機能に大きな期待が寄せられている。日本は国土のおおよそ7割が森林によって覆われているために、森林に寄せる地球温暖化防止への期待は他の国々と比べてより大きなものである。

第二次戦後は拡大造林が行われ、現在では森林面積の約70%がヒノキやスギなどの針葉樹の人工林となっているが、南北に長い日本列島では、地形と気温の違いを反映してさまざまなタイプの森林が成立している。この広大な面積を占める森林を管理することによって、莫大な二酸化炭素を材としてストックさせることができる。また、広葉樹林の構成樹種は豊富であるために、一般に人工林よりも生物多様性が高く、病害虫に強いと言われ、さらに技術の向上によって、広葉樹の利用用途が広がっていることから、天然林における林業にも関心が高まっている。しかし、天然林施業においてもっとも難しいのは、その林の取り扱いである。林が多くの樹種によって成り立っているために、林の取り扱いを決めるには森林の構造のみならず、林を構成する樹種の種特性を明らかにしていく必要がある。特に、緑色植物にとって重要な機能である光合成に関する特性を解明していくことは、種特性を明らかにし、さらに森林管理手法の開発にもつながるはずである(小池 1987)。光合成を営む器官は葉であり、葉にみられる構造やその変異は、光合成における種特性をつくりだしていると考えられる。したがって、葉の構造を調べることは、種の光合成特性の解明にも森林管理の手法の開発にも貢献するであろう。

光合成反応は葉緑体で行われるが、葉緑体は葉の構造の中で光合成反応を行うのにより適した柵状組織内にもっとも多く含まれる。樹木は、様々な光環境に適応して、

同一種や個体内でも形態の異なる陽葉や陰葉をもつ。陽葉と陰葉の違いのひとつは、柵状組織の発達程度である。また、葉には光条件に順応する能力があり、陰葉であっても光条件が良くなると陽葉へ形態が変化していく(稲田 1984)。つまり、光環境と葉の構造は密接な関係にあるために、光エネルギーを利用する光合成特性を解明するには、葉の構造を明らかにしていくことが重要となる。

植物にはこのような陽葉と陰葉にみられる各個体レベルの形態の分化だけではなく、環境条件の違いによって種レベルにおいてもその姿や形を変化させることがある。よく知られているのが地理的変異である。ブナはほぼ日本全国に分布しているが、その中で南から北へ、太平洋側から日本海側へと葉の大きさを大きくしている(萩原 1977)。

また近年、様々な生物を対象に遺伝子の解析が行われている。ブナについても遺伝子の解析は行われており、その集団間分化の程度が明らかにされている(戸丸ほか 2000)。

日本の冷温帯の標徴種であるブナの種特性や多様性、遺伝子の多様性を明らかにしていくことは、生物学的にも地球環境問題に対する森林の取り扱い方を検討していく上でも重要な研究課題である。

本研究は、本州中央部を対象とし、太平洋側と日本海側の気候の背腹性に着目して、これら地域の違いによる、ブナの葉にみられる葉の構造の変異を明らかにし、ブナの種特性の解明、ひいてはブナ林の光合成の地域特性の解明に資し、地球温暖化対策の一端を担うことを目的とする。

II. ブナの葉の地理的変異

同じ樹種であっても、環境傾度の違いにより形態的あるいは生理的な特徴が変化することがある。ブナにおける形態的な変化は、葉の大きさの違いが知られている

* 立正大学 地球環境科学部 環境システム学科・学

** 立正大学 地球環境科学部

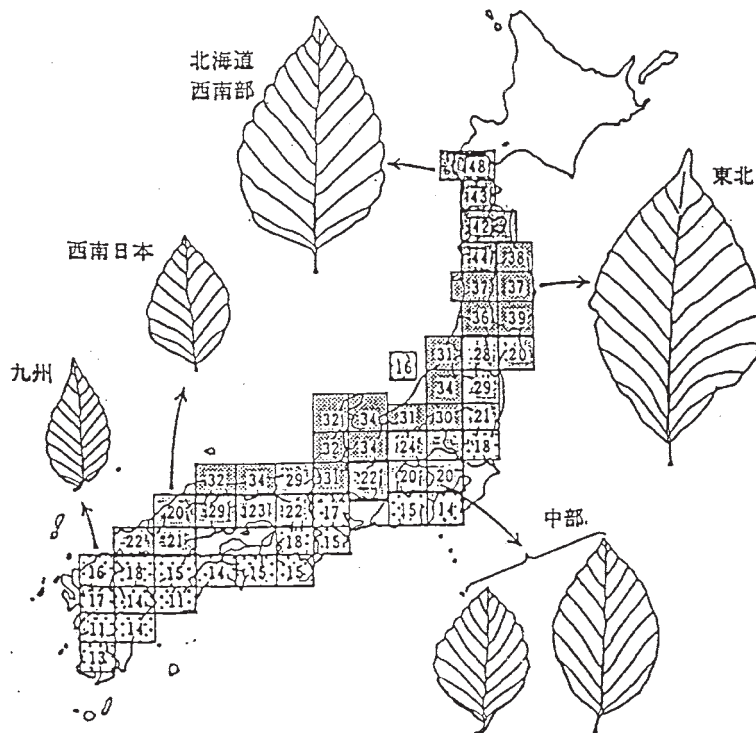


図1 ブナの葉の大きさの地理的変異 (萩原原図、河野1974)

渡邊定元 (1987) 北限のブナ林より
 図中の数字は葉面積 (cm²) を示している。葉面積は南から北へ、また、太平洋側から日本海側に向かうにつれ連続的に大きくなっていく。

(萩原 1977)。そのため葉の大きさによってオオバブナとコハブナと区別することがある。全国的にはブナが分布し、宮城県金華山以南の太平洋側には葉の相対的に小さいコハブナ (*F. undulata* Buerger ex Miq.) が、北陸以北の日本海側の多雪地域には葉の大きいオオバブナ (*F. crenata* var. *grandifolia* Nakai) が分布するといわれている (佐竹ら 1989)。しかし、萩原 (1977) により、この葉の大きさの変化は、南から北へ、また、太平洋側から日本海側へ向かうにつれ葉面積は大きくなっていき、その変化は連続的であって明瞭な境界は存在しないことが明らかにされた (図1)。葉の大きさに関して堀田 (1974) は、太平洋側でのブナの葉の小型化、狭葉化は、積雪の少ないことによりブナの葉が展開する春先、4月から5月に乾燥する傾向にある土壤の水分条件に対する適応であると考え、また、葉の大きさが大きいことは、葉が光合成の場であるために、初期成長において他の種との光獲得の競争において有利にはたらくとしている。また、ブナの葉の大きさの地理的変異と晩氷期以降のブナ属の分布変遷と関係があるといわれている。晩氷期の12,000年前にいち早く分布の拡大がみられた新潟平野から北陸にかけての地域と中国地方の日本海側では、葉の大きさが中程度、30cm²から35cm²の大きさのもの

が分布し、8,500年前になってから分布が拡大し始めた東北地方北部や北海道南西部においては、35cm²以上の大型の葉をもつブナが分布している。また、12,000年前の気候の温暖化、寡雪化の中で孤立分布していった太平洋側のブナの葉は30cm²以下と小型のものが分布する。8,500年前は海洋性気候が確立したところであり、それまでに日本海側の多雪化、太平洋側の寡雪化が進んできたこと、ヒブシサーマル期の積雪量の減少などから、水分条件にかなり影響を受けているようである。太平洋側のブナ林にとって12,000年前以降の気候の温暖化は生育条件に不利にはたらく、また、8,500年前の温暖化と夏季の乾燥化、6,500年前の高温化と積雪量の減少は、さらに生育に不利な条件を増大させ、その結果、ブナは生育地を縮小せざるを得なかったが、温暖化、乾燥化する中で葉を小型化、狭葉化することで不利な環境条件に適応、順化していったと考えられている (安田 1995)。

ブナの葉はその大きさだけでなく、葉の厚さや構造にも違いがあると言われている。葉の小さい太平洋側ブナは葉が厚く柵状組織は2層であり、葉の大きい日本海側ブナは薄く1層といわれている (渡邊1990) (図2)。

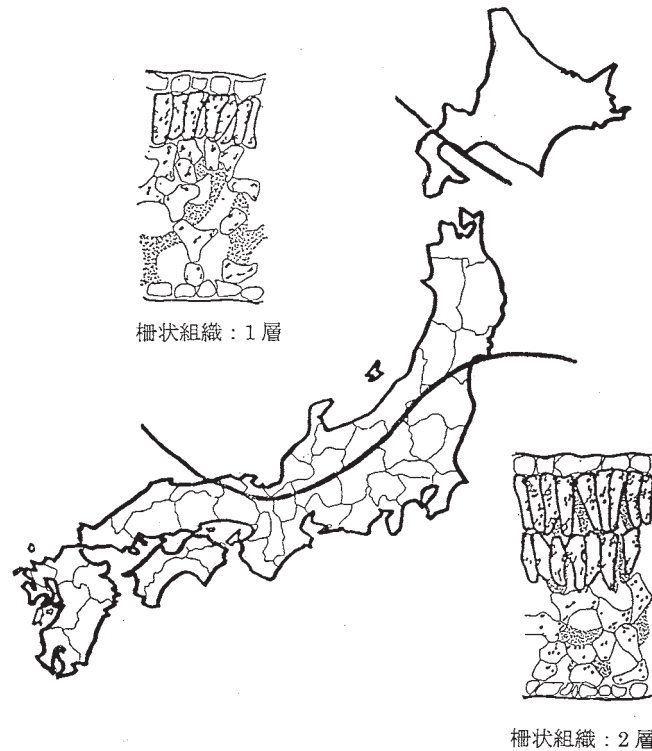


図2 ブナの葉の柵状組織の違い (渡邊 1990)
 これまでの定説：大きい葉の厚さは薄く、柵状組織は1層であり、
 小さい葉は厚く、柵状組織は2層である。

III. 葉の形態と光との関係

樹冠表面から林床に届く太陽光は、途中、樹木の葉による光の吸収がおこり、その減衰が著しい。そのため、樹木は置かれた光環境下に順応する必要がある。光が少ない場所にある葉は、その光を効率よく利用できるような形態をとらなければならないし、また、光が十分に当たる位置にある葉は、強光と乾燥に備える必要がある。この光環境への適応が、葉を陽葉化、陰葉化させることである。陽葉は一般に小さく葉身が厚い。また、切れ込みが深くなり、毛が多い。葉柄は短く、葉脈の密度が大きくなる。内部構造としては、断面が緻密で葉肉が良く分化し、柵状組織がよく発達している。典型的な陰葉は、これとは反対の特徴を持っており、葉の面積は相対的に広く薄く、柵状組織の発達も悪い。また、陽葉、陰葉の形態の違いは葉だけではなく、光合成反応を行なう葉緑体にも認められる。陽葉では、ラメラ構造が少ないためにグラナが発達していない。陰葉では散光を捕捉しやすいようにグラナが発達して多様な方向を示し、さらに光エネルギーを吸収する光合成色素のひとつであるクロロフィルの含有量が多くなっている。構造のほかに飽和純光合成速度や呼吸速度、光補償点にも差がみられ、これ

らは陽葉で値が高くなる。利用する光の違いによって、同化器官である葉の形態、内部構造、生理などの点で様々に分化し、そのことによってなるべく個葉での光合成量を低下させない方向へ持って行くのである。このような陽葉と陰葉の分化は、強光下、弱光下という光の強さだけでなく、陽葉の形成は青色光、陰葉には赤色光によって引き起こされ、葉の形態形成には光の質も重要な要因となっている (稲田 1984)。

IV. 調査地および研究方法

1. 調査地域

本研究の調査地は、図3に示したとおりである。太平洋側から静岡県天城山・富士山、埼玉県東大秩父演習林、群馬県坤六峠、新潟県苗場山・弥彦山となっている。調査を行った日時、天候は以下に記した。

2001年7月19日 (曇)：新潟県 弥彦山、

2001年7月19日 (雨)：新潟県 苗場山

2001年7月20日 (曇時々晴)：群馬県 坤六峠

2001年8月5日 (雨)：静岡県 富士山

2001年8月23日 (晴時々曇)：埼玉県 東大秩父演習林

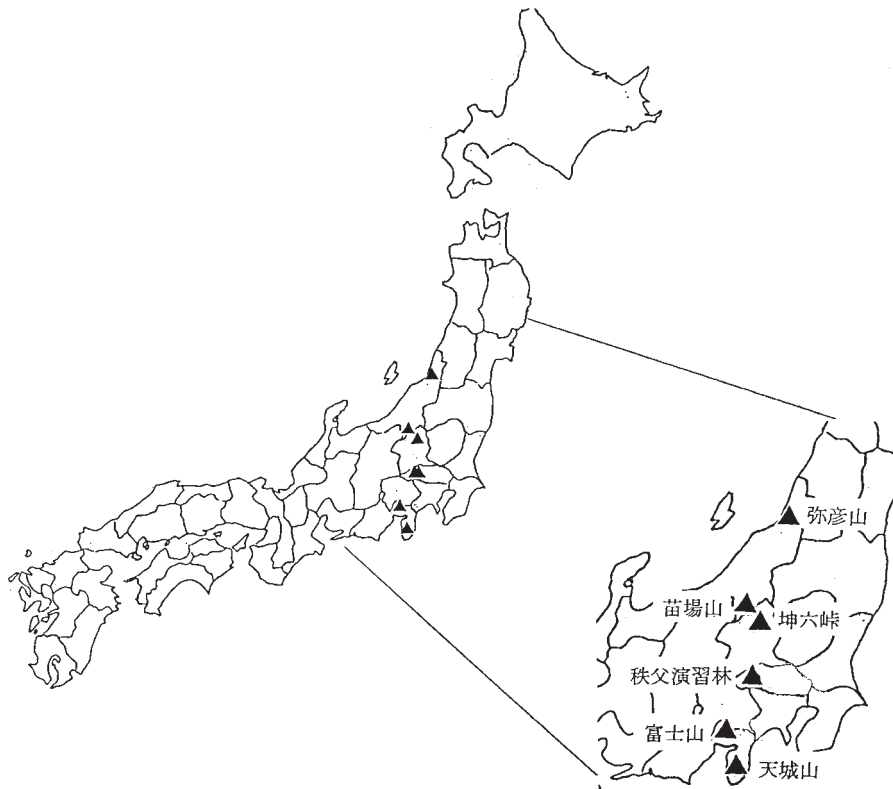


図3 調査地

2001年10月13日 (晴) : 静岡県 天城山

2. 仮説の設定

従来からブナの葉の柵状組織は、太平洋側では2層、日本海側では1層であるとされている (渡邊 1990)。しかし、ブナの葉の大きさが南から北へ、太平洋側から日本海側へ向かうにつれ連続的に大きくなる (萩原 1977) ことから、柵状組織にも地理的な変異が見られる、つまり、葉面積が小さくなるにつれ柵状組織の層数は増し、逆に面積が大きくなると層数は少なくなり、このような変化は連続的であり柵状組織も葉の大きさのようにクラインを形成すると考えられる。

3. 調査方法

(1) 葉の採取

各調査地においての葉の採取は、14~20個体から1個体につき陽葉と陰葉をそれぞれ6枚採取した。一般的に陽葉、陰葉は葉の形態の特徴や内部構造に見られる違いによって区別されるが、本研究においては、陽葉は南側の樹冠外側の光のよく当たっている位置に着葉しているもの、陰葉は北側の日陰の位置に着葉しているものとした。

(2) 光量子量の測定

光量子計 (LI - 250) を用いて、全天、陽葉の位置、陰葉の位置で計測した。全天では、太陽の直達光を測定するため、光量子計のセンサーの平行面に対して45度以内に、木や建物などが入らないような場所で測定を行った。また、陽葉および陰葉の位置では、採取する葉の面と平行になるように、光量子計のセンサーを置き測定を行った。

(3) 試料の観察と測定

顕微鏡はOLYMPUSの実用光源内蔵型双眼顕微鏡を用いた。倍率は10×40の400倍で、この倍率ですべての試料の観察を行った。顕微鏡観察を行う際、円筒マイクロームを用いて、葉の切片を作成した。表皮、柵状組織、海綿状組織と全体の厚さを測定したほか、柵状組織については層ごとの厚さも計測した。厚さの測定には、接眼マイクロメーターを用いた。

(4) 柵状組織の層数の決定

葉の断面の観察によって、葉の柵状組織の層数はその断面において同じ層数となっていないことがわかった (図4)。そのため本研究では、柵状組織の層数は、葉の断面においてもっとも多くの、割合を占める層数をその葉の柵状組織の層数とした。図4においては、柵状組織

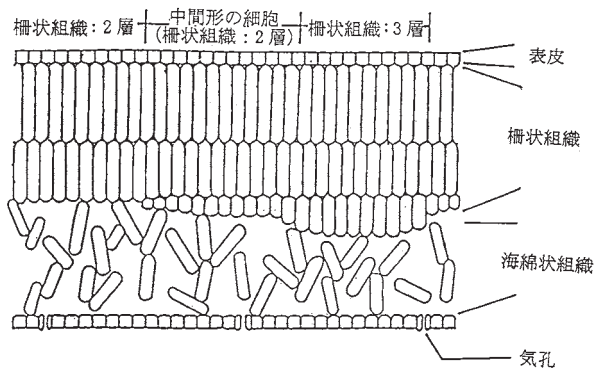


図4 葉の断面の模式図

柵状組織が途中、中間形の細胞をはさんで2層から3層へと変わっていく様子を表している。中間形の細胞は柵状組織と扱わないとしたので、この断面の多くは柵状組織が2層である部分が多く占めることになる。このような断面を持つ葉が、柵状組織が2層であるとした。

が3層と2層となっている場所と中間形の細胞 (Ludal 1997) がみられる部分がある。また、本研究では、中間形の細胞は柵状組織の細胞とは扱わないこととしたため、この断面の多くは2層である部分が占めていることになる。このことから、この断面つまり観察した葉の柵状組織は、2層であるとした。

V. 結果

1. 葉の構造

各調査地のブナの葉の断面を図5から16に示した。図中の葉の断面図の右に付した数値は細胞層の厚さで、それぞれの向軸側表皮、各層の柵状組織の細胞、海綿状組織、背軸側表皮の厚さである。また、一番下の数値は観察した葉全体の厚さを示している。

(1) 天城山

陽葉 (図5) では柵状組織が3層であるものと2層であるものが確認できた。また、細胞の形が柵状組織の細胞のような円柱形ではなく、また海綿状組織の細胞ほど不規則な形をしていない細胞が柵状に並んでいるような葉があった (No. 8)。この細胞は、柵状組織の細胞なのか海綿状組織の細胞なのか区別することが非常に難しく、柵状組織と海綿状組織の中間形の細胞とすることができ (Ludal 1997)。中間形の細胞が比較的密に並び、柵状の層を形成しているところもあれば、隙間が目立って海綿状組織の一部かと思われるところもあった。

陰葉 (図6) では柵状組織が2層であるものと1層であるものが確認できた。また、柵状組織が1層であるものの中には中間形の細胞がみられるものがあった。

(2) 富士山

陽葉 (図7) では柵状組織は3層と2層であるものが確認でき、中間形の細胞がみられるものもあった。中には背軸側表皮のところに、細胞が柵状に並んでいるのがみられた (No. 1)。

陰葉 (図8) では柵状組織が2層と1層であるものが確認できた。中間形の細胞がみられる葉もあった。

(3) 東大秩父演習林

陽葉 (図9) では観察を行なった葉の柵状組織はすべて2層であった。それらの中には中間形の細胞がみられる葉があった。また、背軸側表皮と接して、隙間が目立つものの細胞が柵状に並んでいるものが多くみられた。

陰葉 (図10) では柵状組織は2層と1層であるものが確認できた。

(4) 坤六峠

陽葉 (図11) では柵状組織が3層と2層であるものが確認でき、中間形の細胞がみられるものもあった。また、海綿状組織と背軸側の表皮が接するところで、細胞が柵状に並んでいるように見えるものがあった。

陰葉 (図12) では柵状組織は2層であるものと1層であるものが確認できた。

(5) 苗場山

陽葉 (図13) では、柵状組織が3層と2層であるものが確認でき、また、中間形の細胞もみられた。

陰葉 (図14) では柵状組織が2層と1層であるものが確認できた。中間形の細胞もみられ、柵状の層を形成しているように見えるものもあった。

(6) 弥彦山

陽葉 (図15) では柵状組織が3層と2層であるものが確認でき、中間形の細胞がみられるものもあった。

陰葉 (図16) では柵状組織は2層、1層であるものが確認できた。また、柵状組織が1層であるものの中には、中間形の細胞のみられる葉もあった。

以上をまとめると、東大秩父演習林を除いては、陽葉では柵状組織が3層であるものが、陰葉では各調査地で柵状組織が1層であるものが確認できた。また、陽葉、陰葉ともにすべての調査地で柵状組織が2層であるものが確認できた。

2. 光量子束密度の測定

光量子束密度の測定に用いた光量子計 (LI-250) は光合成波長域を測定しているので、測定値が大きいほど、植物が光合成に利用できる光が多いことを示している。採取した葉がどのくらいの光を受けているのかを知るた

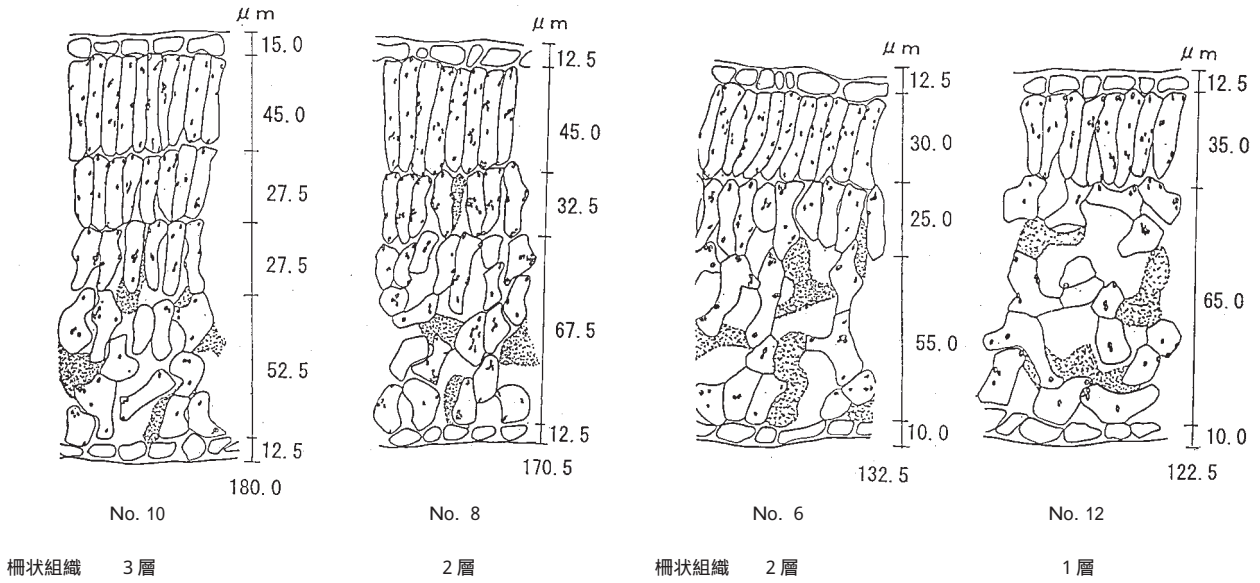


図5 陽葉の断面：天城山
柵状組織が3層であるものと2層であるものがみられた。中間形の細胞がみられ、場所によっては柵状の層に見える部分があった。

図6 陰葉の断面：天城山
柵状組織が2層であるものと1層であるものがみられた。

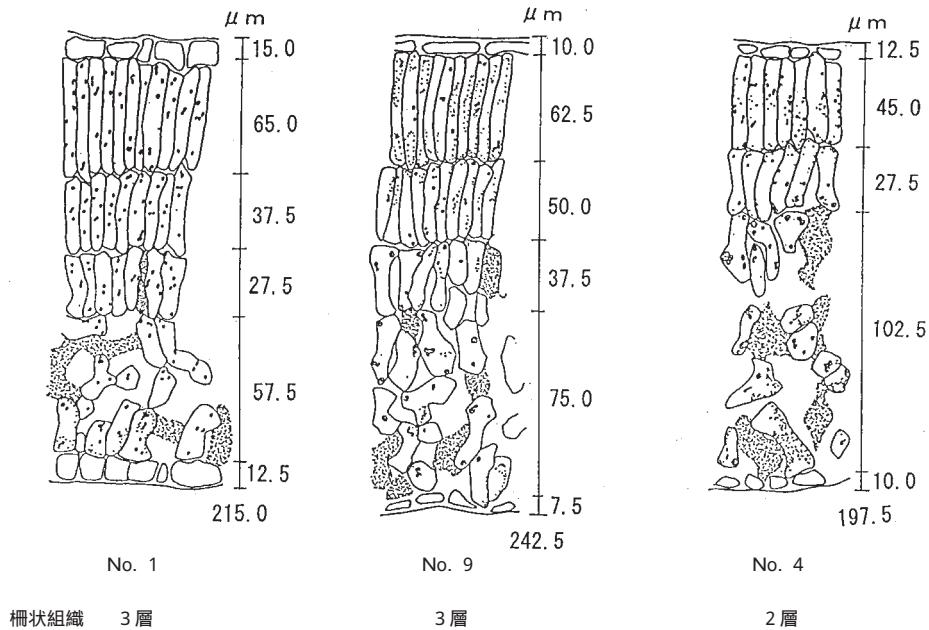
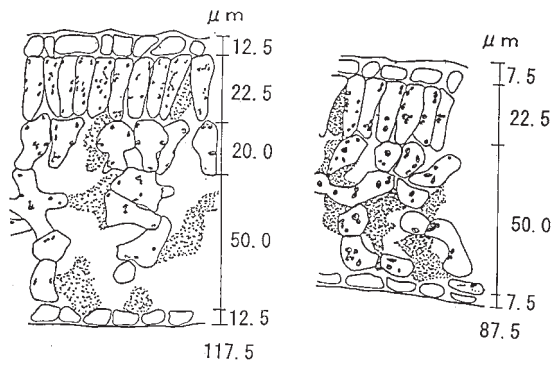


図7 陽葉の断面：富士山
柵状組織が3層であるものと2層であるものがみられた。



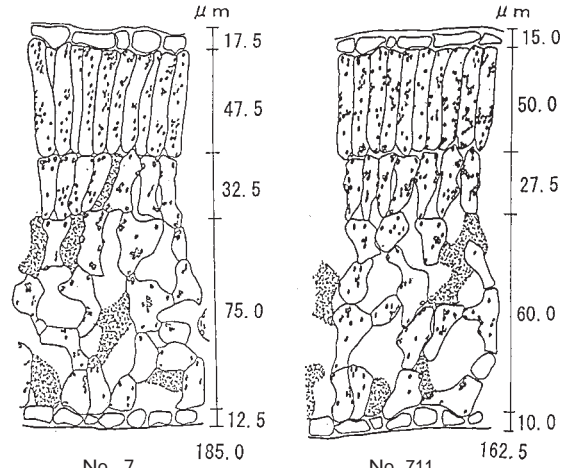
No. 10

No. 14

柵状組織 2層

1層

図8 陰葉の断面：富士山
柵状組織が2層であるものと1層であるものがみられた。



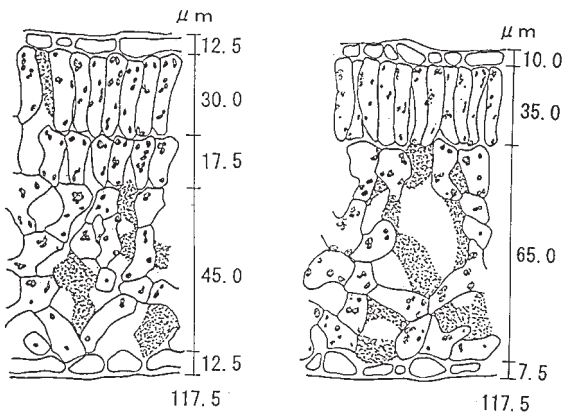
No. 7

No. 711

柵状組織 2層

2層

図9 陽葉の断面：秩父演習林
秩父演習林では柵状組織が2層であるものしか確認できなかった。



No. 712

No. 2

柵状組織 2層

1層

図10 陰葉の断面：秩父演習林
柵状組織が2層であるものと1層であるものがみられた。
中間形の細胞がみられた。

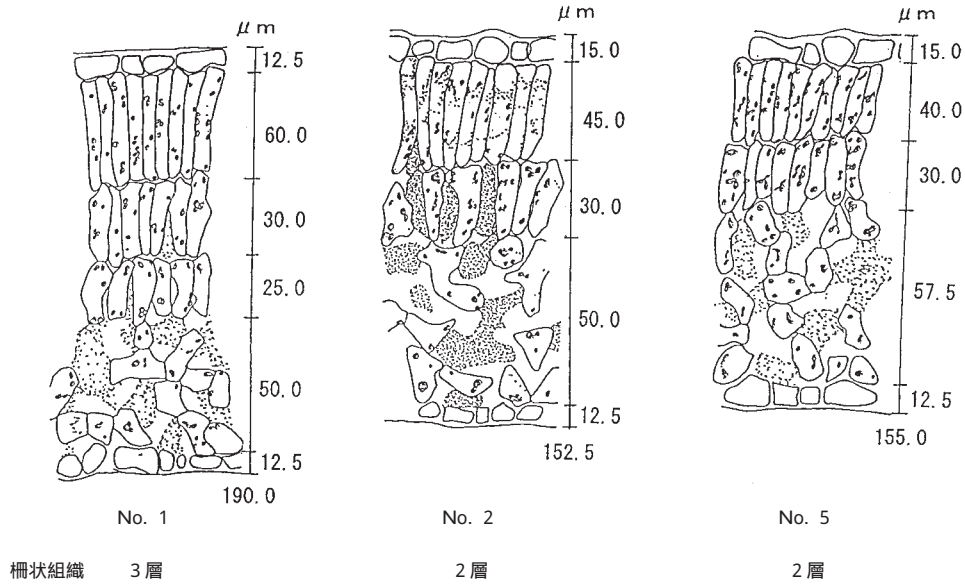


図11 陽葉の断面：坤六峠
 柵状組織は3層であるものと2層であるものがみられた。
 中間形の細胞がみられるものもあった。

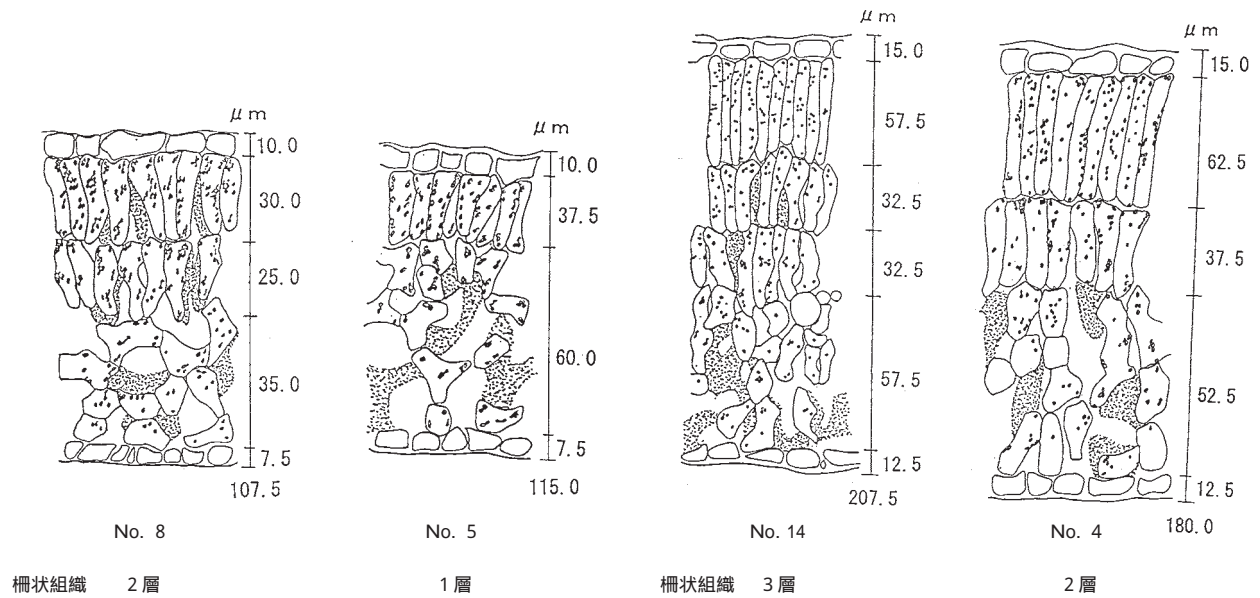


図12 陰葉の断面：坤六峠
 柵状組織が2層であるものと1層であるものがみられた。
 中間形の細胞がみられた。

図13 陽葉の断面：苗場山
 柵状組織は3層であるものと2層であるものがみられた。
 中間形の細胞がみられるものもあった。

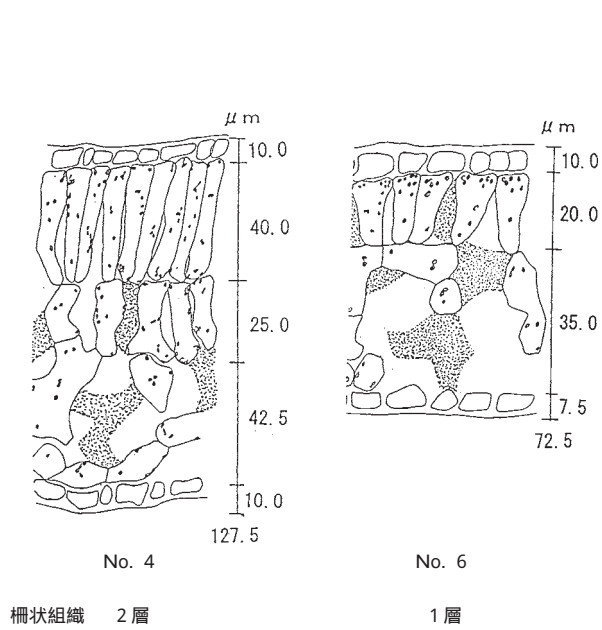


図14 陰葉の断面：苗場山
 柵状組織は2層であるものと1層であるものがみられた。

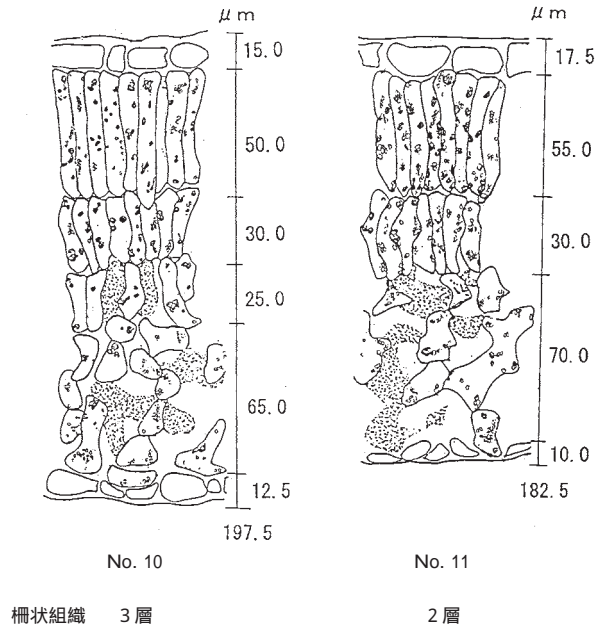


図15 陽葉の断面：弥彦山
 柵状組織は3層であるものと2層であるものがみられた。

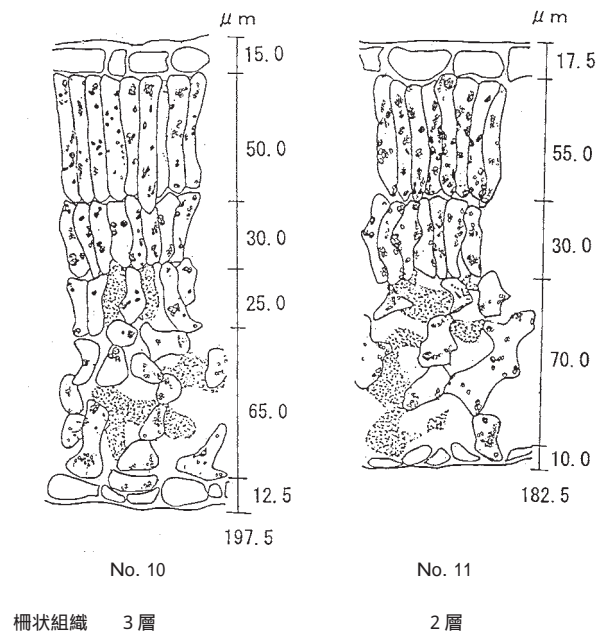


図16 陰葉の断面：弥彦山
 柵状組織は2層であるものと1層であるものがみられた。
 中間形の細胞がみられるものもあった。

表1 調査地の光量子束密度と相対光量子束密度

場所 / 個体番号	光量子密度 ($\mu\text{ms}^{-1}\text{m}^{-2}$)			相対光量子束密度 (%)		
	全天	陽葉	陰葉	陽葉	陰葉	陽葉 - 陰葉
天城山 / No.3	173.8	76.69		44.13		
/ No.4	305.3	181.38		59.41		48.21
	323.3		36.21		11.20	
/ No.6	411.8	206.3		50.10		38.60
	363.4		41.77		11.49	
/ No.8	364.6	236.8		64.95		57.59
	467.8		34.44		7.36	
/ No.10	1372.3	419.3		30.55		17.41
	872.2		114.62		13.14	
/ No.12	465.1	58.82	12.65	12.65	2.72	9.93
/ No.18	798	43.42		5.44		2.58
	847.9		24.24		2.86	
富士山 / No.1	47.32	39.5		83.47		
/ No.2	47	37.75	2.97	80.32	6.32	74.00
/ No.4	407.1	78.09	6.81	19.18	1.67	17.51
/ No.6	373.5	156.09	41.93	41.79	11.23	30.56
/ No.7	212	128.8		60.75		
/ No.8	348.1		37.35		10.73	
/ No.9	236.9	192.62		81.31		81.31
/ No.10	191.7		26.15		13.64	
/ No.14	124.91	73.9	1.39	59.16	1.11	58.05
秩父 / No.2	187.79	187.79	10.76	100.00	5.73	94.27
/ No.4	168.73	168.73	12.59	100.00	7.46	92.54
/ No.6	183.25		17.88		9.76	
/ No.7	201	201		100.00		
/ No.8	189.63	189.63	16.28	100.00	8.59	91.41
/ No.711	558.3	293.1		52.50		
/ No.712	710.1	340.7	61.9	47.98	8.72	39.26
/ No.714	573.7	305	66.52	53.16	11.59	41.57
/ No.718	450.3	271	36.72	60.18	8.15	52.03
/ No.720	471		57.84		12.28	
坤六峠 / No.1	1412.6	1412.6	339.8	100.00	24.05	81.02
/ No.2	1426.1	1416.7		99.34		
/ No.4	1261.6	390.5	80.18	30.95	6.36	24.60
/ No.5	1829.2	491.7	5.63	26.88	0.31	26.57
/ No.6	1198.1	429.8	66.46	35.87	5.55	30.33
/ No.8	2018		51.57		2.56	
/ No.12	493.1	280.9	18.37	56.97	3.73	53.24
苗場山 / No.2	475.6	234.5	35.34	49.31	7.43	41.88
/ No.4	662.7	395.3	62.58	59.65	9.44	50.21
/ No.6						
/ No.8	189.46	168.73	6.22	89.06	3.28	85.78
/ No.10						
/ No.12	144.03	95.47	10.44	66.28	7.25	59.04
/ No.14	94.58	82.55	26.83	87.28	28.37	58.91
弥彦山 / No.1	308.1	155.46	9.75	50.46	3.16	47.29
/ No.4	246.6	92.22	10.28	37.40	4.17	33.23
/ No.6	196.13	132.16	6.03	67.38	3.07	64.31
/ No.10	138.17	55.54		40.20		
/ No.11	264.2	194.87	14.85	73.76	5.62	68.14
/ No.12	458.3	109.34	8.29	23.86	1.81	22.05

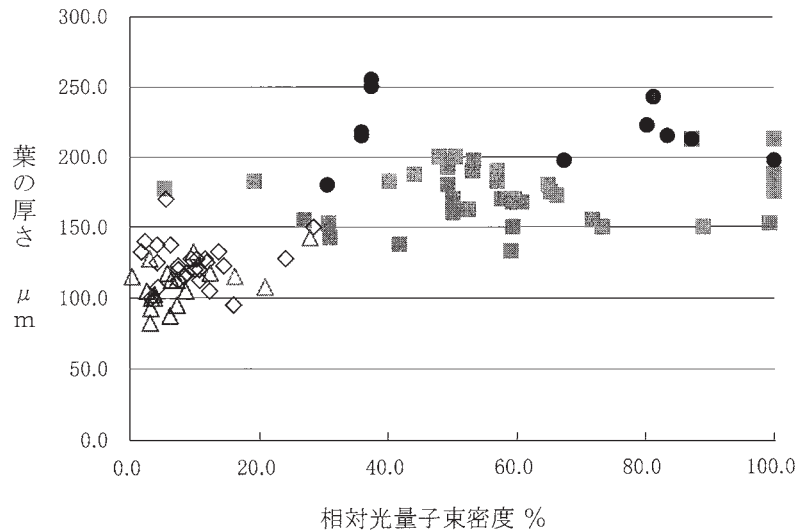


図17 葉の厚さと相対光量子束密度

●：陽葉で柵状組織が3層である葉、■：陽葉で2層ある葉、△：陰葉で2層である葉、◇：陰葉で1層である葉を示している。全体的にみると、相対光量子束密度が大きくなるにつれ、葉の厚さが増す傾向がみられる。

め、全天の光量子束密度に対する陽葉および陰葉の位置の光量子束密度の相対値を求めた。また陽葉と陰葉の光環境の差を見るために、陽葉の位置の相対光量子束密度から陰葉の位置の相対光量子束密度を引いた値を求めた(表1)。

マツ、カンバなど陽生樹冠を持つものと、ブナや常緑広葉樹のような陰生樹冠を持つものとは、最小相対照度の大きさは異なっているが、陰生樹冠を持つ植物は、相対照度が1～3%のところでも生き続けることができる(Larcher 1999)。なお、今回の測定で陰葉の相対光量子束密度が1～3%以下となった地点があったが、これは光量子束密度の測定時の条件に関係では低かったものの、日照時間全体を通してみると生存可能な光量子束密度があるためと推測される。それぞれの葉に届く光は、太陽高度や風の有無によって変化しているので、日照時間全体を通しては光合成を行い、呼吸をして生存するのに必要な光は得られているものと考えられる。

3. 葉の厚さと相対光量子束密度

顕微鏡観察したすべての陽葉および陰葉について、縦軸に葉の厚さを、横軸に全天に対する採取位置での光量子束密度の相対値をとり、両者の関係を見た(図17)。全体を通してみると右上がりとなっており、相対光量子束密度が高くなるにつれ、つまり、光条件がよくなるほど葉の厚さは増す傾向がみられた。相対光量子束密度が30%以上になると葉の厚さはほとんど増加しなくなった。

4. 葉の厚さに占める柵状組織の割合と相対光量子束密度

全体の葉の厚さに対し、どのくらい柵状組織が占めているのかその割合を縦軸に、相対光量子束密度を横軸にとり、両者の関係を見た(図18)。葉の厚さ同様、全体的には相対光量子束密度の増加にともなって柵状組織の占める割合が増す傾向がみられた。また、柵状組織が同じ2層であっても、尾根部のような周囲の山地によって光が遮られにくい場所で採取した弥彦山などでは、谷部のような周囲の山地によって光が遮られたと考えられる場所で採取した葉より厚い傾向がみられた。

5. 葉の厚さと葉の厚さに占める柵状組織の割合

縦軸に葉の厚さを、横軸に葉の厚さに占める柵状組織の割合をとり、それらの関係を見た(図19)。全体的には右上がりとなっており、葉の厚さが増すと柵状組織の割合が大きくなり、葉が厚くなると柵状組織の層数が増す傾向がみられた。

6. 葉の厚さと調査地の緯度

葉の厚さを調査地の緯度順に並べその関係を見た(図20)。葉の厚さは、陽葉ではもっとも厚かったもの、陰葉ではもっとも薄かったものである。葉がもっとも厚いものはその調査地の中でもっとも陽葉化している葉であり、薄い葉はもっとも陰葉化している葉と考えることができる。

陽葉は、天城山から弥彦山へ向かうにつれ葉の厚さが増していき、陰葉では逆に薄くなっていく傾向がみられた。

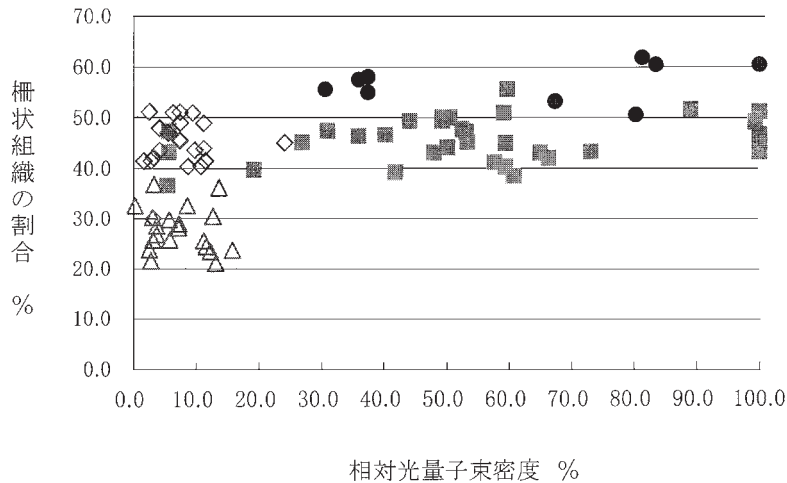


図18 葉に占める柵状組織の割合と相対光量子束密度
 : 陽葉で柵状組織が3層である葉、 : 陽葉で2層ある葉、 : 陰葉で2層である葉、 : 陰葉で1層である葉を示している。全体的にみると、相対光量子束密度が大きくなるにつれ、柵状組織の割合が増す傾向がみられる。

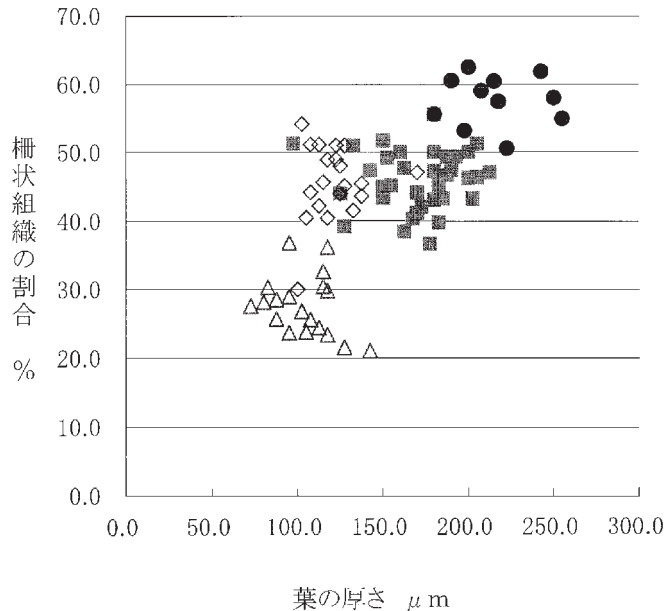


図19 葉の厚さと葉に占める柵状組織の割合
 : 陽葉で柵状組織が3層である葉、 : 陽葉で2層ある葉、 : 陰葉で2層である葉、 : 陰葉で1層である葉を示している。全体的にみると、葉の厚さが増につれ、柵状組織の割合も増し、層数が増える傾向がみられる。

7. 各調査地の葉の可塑性と緯度

葉の可塑性の指標は、種に特有な適応の範囲を可塑性は以下の式で量的に表すことができる (Larcher 1999)。

$$\text{葉の可塑性の指標} = \frac{\text{陽葉の厚さ} - \text{陰葉の厚さ}}{\text{陽葉の厚さ}}$$

この値が大きいということは、陽葉と陰葉の形態的な差が大きいことを意味し、それだけ光環境に適応した形態をとることができることになる。この指標と緯度に沿って並べると、各調査地の葉の可塑性は全体的に天城山か

ら弥彦山へと北に向かって可塑性は大きくなっているが、内陸部に位置するような東大秩父演習林、坤六峠でやや値が小さくなった (図21)。

VI. 考 察

1. 柵状組織と地理的変異

本州中部山地においては、伊豆半島から新潟県弥彦山に至る調査地で、陽葉は柵状組織が3層まで発達することから、葉の大きさと柵状組織の層数には関係がなく、

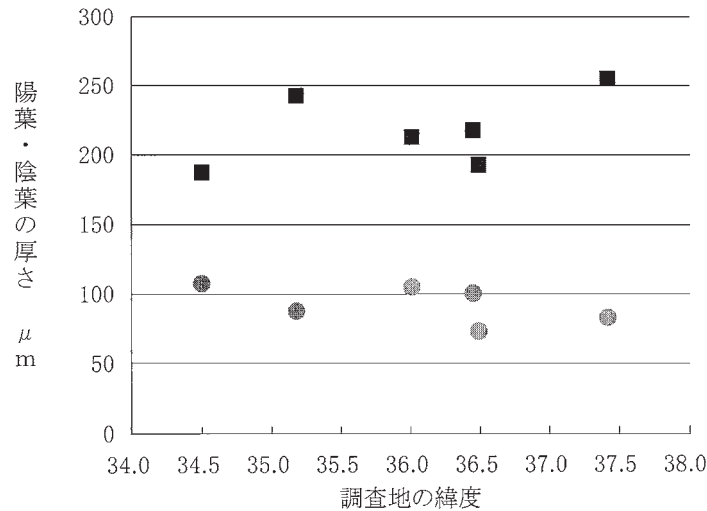


図20 陽葉および陰葉の厚さと調査地の緯度

■：陽葉でもっとも葉の厚さがあつかったもの、●：陰葉でもっとも薄かったものの葉の厚さをしめしている。陽葉は天城山から弥彦山に向かって厚く、陰葉は薄くなっていく傾向がみられる。

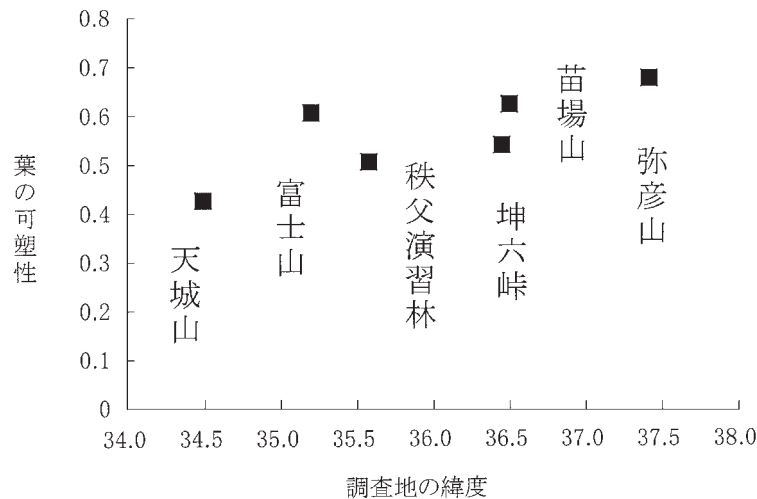


図21 調査地の緯度と葉の可塑性

葉の可塑性の指標は適応の幅を量的に表したもので、陽葉と陰葉の厚さから求められる (Larcher 1999)。葉の可塑性は天城山から弥彦山へ向かって高くなる傾向がみられる。

ブナの葉の柵状組織には地理的な変異はみられないことが明らかとなった。

ただし、東大秩父演習林内で採取した成熟個体と苗畑で採取した若木では、柵状組織が3層であるものを確認することができなかった。苗畑で葉を採取した個体は10年生と若く、光が強すぎたためにストレスを生じていたと考えることができる。実際、苗畑で採取した陽葉では、葉の表面が少し白くくすんでいるのが観察された。過剰な白色光の照射によるストレスの影響は最初に光合成反応に現れる。光ストレスに適応していない植物では光合成反応と量子収量が低下する。植物によっては、光ストレスによって光合成装置の重要な構成要素の代謝が速く

なる。このことは、光による細胞の破壊を防ぐことはできなくても、酵素タンパク質の破壊と合成のバランスをとっていることを示している (Mohr & Schopfer 1998) ものと考えられている。

東大秩父演習林内の成熟個体で柵状組織が3層となっているものが確認できなかったのは、周囲の山体によって光が遮られたためと考えられる。

また、若木では柵状組織が3層であるものが見られなかったことから、柵状組織の発達の程度には個体の年齢も影響していることと考えることができる。

葉の断面の観察から、一つの葉のある断面をとっててもその葉の柵状組織は一様に同じ層数とはなっていない

いことがわかった。ある個葉の葉表面が受ける光は、それより上層に位置する葉の重なりによる被陰、周囲の葉からの反射、あるいはそれ自身の太陽光に対する葉の角度など様々な要因によって影響され、葉表面全体には常に均一な光が当たっていることはないと言える。このことから、同じ個葉において葉の厚さや柵状組織の層数に違いがみられたと推測することができる。また、柵状組織の層数は2層から3層へと突然変わるのではなく、途中で中間形の細胞がみられ、その大きさもゆるやかに変化していた。ある個葉の断面における柵状組織の層数が均一ではなく、中間形の細胞を介して層数は次第に変わっていくといえる。

陰葉では、すべての地点で柵状組織が1層と2層であるものが確認できたが、陰葉は葉の発達段階の比較的遅い時期に分化が止まったものであり(稲田 1984)、また、四手井(1976)は陰葉は単層となるとしている。中間形の細胞がみられることから、陰葉から陽葉への形態の変化は連続的であり、両者を明確に区別できないと考えられる。しかし、陽葉と陰葉の構造の差異は照射光の強さの違いが主な要因ではあるが、その他の環境要因、例えば温度、相対湿度などとも無関係ではなく、これら要因が葉の発達の過程において、どのような機作によって内部形態的な変化に影響をあたえるのかについてはまだ良く分かっていない(稲田 1984)。

陽葉、陰葉ともに背軸側表皮と海綿状組織が接するところにおいて、柔細胞が隙間はあるものの長軸方向を葉面と垂直に並んでいる細胞がみられた。例えば、富士山(図6 - No 1)、秩父演習林(図8 - No 7)の陽葉などである。地面からの反射光などによって背軸側表皮に多くの光があたるために、海綿状組織の細胞が柵状組織の細胞のような役割を果たしていると考えられる。

2. 光環境と柵状組織の発達

葉の厚さが厚くなると、柵状組織の割合が大きくなり層数が増す傾向がみられた(図68)。また、葉の厚さおよび柵状組織の割合と相対光量子束密度について各層ごとに見ると、葉の厚さや柵状組織の割合は相対光量子束密度が大きさがあっても、大きくならないことが見て取れた。陽葉であっても相対光量子束密度が20%以下となっているものも見られることから、これは光量子束密度の測定が1回であったことに関係していると推察される。しかし全体的にみると、相対光量子束密度が大きくなると、葉の厚さや柵状組織の割合が大きくなり、柵状組織の発達の程度には相対光量子束密度が影響していること

が示唆された。

緑色植物の光合成の作用スペクトルは、400nm から700nm の波長域にみられる。その中でも光受容体であるクロロフィル a、クロロフィル b によって400nm から500nm の青色光と600nm から700nm の赤色光が特によく吸収され、その間の500nm から600nm の緑色・黄色光やそれ以外の波長の光はほとんど吸収されない。陽葉の形成は強光と青色光によって引き起こされ、陰葉は弱光と赤色光によって起こる(稲田 1976)。したがって光の質によって葉の柵状組織の発達程度に違いが生じると考えることができ、陽葉と陰葉の形成を考えると、光の強さだけではなく、光の質もあわせて考えることが重要であると思われる。

3. 葉の厚さと可塑性

全体的に葉の厚さは、天城山から弥彦山へと陽葉では厚く、陰葉では薄くなる傾向が得られた(図20)。坤六峠と苗場山で陽葉の厚さが小さくなるのは、この2地点が内陸に位置しているためと考えられる。内陸側の気候は比較的雨が少なく乾燥する傾向にあり、このことが葉の可塑性に影響したのではないかと推測される。

従来から太平洋側の葉は厚く、日本海側の葉は薄いと言われていた(渡邊 1990)が、今回の結果から考えると、葉の陰葉を採取したことによるものと考えられる。そのために、太平洋側で厚く、日本海側で薄く感じられたのではないだろうか。

各調査地の緯度と葉の可塑性を見てみると、全体的に日本海側の弥彦山に向かうにつれ値が大きくなっている。坤六峠、東大秩父演習林で値が下がるのは、内陸部に位置することによる乾燥が原因として考えられる。また、弥彦山でもっとも値が高くなったのは、弥彦山が山地の主峰となっているために周囲の山の影響を受けないこと、また、海岸沿いに位置しているために海洋性の気候の影響を受けているためと考えられる。

IX. まとめ

本研究は、葉の構造を地理的変異から捉えたものである。ブナの葉の大きさには地理的変異が見られるが、静岡県天城山・富士山、群馬県坤六峠、新潟県苗場山・弥彦山の本州中部山地においては、陽葉の柵状組織が最大3層まで発達し、地理的な変異がないことが明らかとなった。また、東大秩父演習林内で採取した若木の葉において、柵状組織が3層であるものが確認できなかったこと

から、柵状組織の発達には個体の年齢も影響することが推察された。

葉が厚くなると、柵状組織の層数が増す傾向がみられた。また、柵状組織の発達の程度には光環境が影響していることが示唆された。

また、本州中部山地において陽葉は天城山から弥彦山に向かって厚くなり、陰葉は薄くなる傾向がみられた。葉の可塑性は、天城山から弥彦山へ向かうにつれ高くなっていき、また、内陸ではやや低くなる傾向がみられた。

引用文献

稲田勝美 (1984) 光と植物生育. 415pp, 養賢堂, 東京
 小池孝良 (1987) 北海道天然林の落葉広葉樹の光合成特性に関する環境生理学的研究. 168pp, 名古屋大学論農博第292号.
 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編 (1989) 日本の野生植物木本 I. 平凡社, 東京.
 四手井綱英 (1976) 森の生態学～森はいかにして生きているか～. 261pp, 講談社, 東京.

戸丸信弘ほか (2000) オルガネラ DNA 解析によるブナ集団の系統地理学的研究. H10年度～H11年度科学研究費補助金(基盤研究(C))研究成果報告書.

萩原信介 (1977) ブナにみられる葉面積のクラインについて. 種生物学研究 I :39-51.

堀田満 (1974) 植物の分布と分化. 400pp, 三省堂, 東京.

安田喜憲 (1995) 東西2つのブナ林の自然史と分明(ブナ帯文化. 梅原猛編, 291pp, 新思索社, 東京). 29-63.

渡邊定元 (北海道林務部編) (1987) 北限のブナ林. 180pp, 北海道林業改良普及協会.

渡邊定元 (1990) 北海道のブナーその種特性と分布. 北海道の自然29: 1-6.

渡邊定元 (1994) 樹木社会学. 450pp, 東京大学出版会, 東京.

Larcher, W. 佐伯敏郎監訳 (1999) 植物生態生理学. 375pp, シュプリンガー・フェアラーク東京株式会社, 東京.

Mohr, H. and Schopfer, P. 網野信一・駒嶺穆監訳 (1998) 植物生理学. 598pp, シュプリンガー・フェアラーク東京株式会社. 東京.

P. Ludal (1997) 植物解剖学入門 - 植物体の構造とその形態 -. 197pp, 八坂書房, 東京.

Research on morphological differences of *Fagus crenata* leaves in the Chubu mountains of Honshu, Japan

Takako SHIRAISHI and Sadamoto WATANABE

Department of Environmental Systems, Faculty of Geo-Environmental Science, Rissho University

Widely distributed from the Kuromatsunai plain in Southwest Hokkaido to Mount Takakuma in Kagoshima Prefecture, *Fagus crenata* (Buna) demonstrates a geographic cline with respect to leaf size. *Fagus crenata* leaves are larger in the north and on the Japan Sea coast, and size variations are continuous with no clearly demarcated boundaries. In the present study, we sought to ascertain geographical variations in the structure of *Fagus crenata* leaves. Six locations were selected, including Mount Amagi and Mount Fuji in Shizuoka Prefecture, Chichibu in Saitama Prefecture, Konroku-Pass in Gunma Prefecture, and Mount Naeba and Mount Yahiko in Niigata Prefecture. Analyses of palisade tissue of leaves in the sun and shade, and measurements of photon flux density on those leaves were made at each location. Except for Chichibu, 3 layers of palisade tissue were observed in sun leaves at these 6 locations. We were able to identify single-layered shade leaves at all locations, and confirmed 2 layers of palisade tissue in both sun leaves and shade leaves. These findings demonstrated that no significant correlation exists between leaf size and structure, and that the number of layers of palisade tissue was associated with relative light intensity.