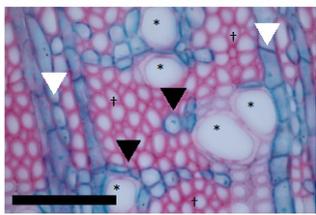


事務局通信

「樹木における木部形態
の多様性と機能」
【4 ページ】



JASTE32のお知らせ

第32回日本熱帯生態学会年次大会(名古屋)

日程: 2022年 6月17日(金) 編集委員会, 評議会
6月18日(土) 口頭・ポスター発表, 総会,
吉良賞授賞式・講演
6月19日(日) 口頭・ポスター発表, サテライトイベント,
公開シンポジウム
懇親会は未定(COVID-19の状況を鑑みて検討する).

大会会場: 名古屋大学東山キャンパス 環境総合館
〒464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町

現地参加とオンライン参加の両方によるハイブリッドで開催する予定です。ただしCOVID-19の状況によってはオンラインだけの開催になる可能性もあり、現地開催の可否については4月末までにウェブサイト上でアナウンスいたします。

大会ウェブサイト: <https://sites.google.com/view/jaste32>

地図, 交通, 最新情報, 英語での情報は, 上記ウェブサイトをご参照ください。大会当日まで随時更新していきます。

大会事務局: 〒464-8601

愛知県名古屋市千種区不老町

名古屋大学大学院環境学研究科内 JASTE32実行委員会

掲載記事

- 1 JASTE32 のお知らせ
- 4 樹木における木部形態の多様性と機能 河合清定
- 10 書評 小坂康之
- 12 書評 佐野洋輔

Email: jaste32@gmail.com

TEL: 052-789-4742(横山 智)

公開シンポジウム:『熱帯からの新種報告最前線』

日時:2022年6月19日(日)13:00~16:00(予定)

会場:名古屋大学環境総合館 レクチャーホール

生物の種多様性が特に高いことで知られる熱帯地域は、まだまだ未知の生物であふれています。近年でも活発に新種が発見・記載され、学名の再記載も頻繁に行われています。近年では、これまでの形態特性による記載から、分子生物学的情報に基づいた記載まで、手法も多様化しています。さて現時点で新種記載はどの程度進んでいるのでしょうか。また、新種記載を進めていくうえでの課題は何でしょうか。本シンポジウムでは、植物、昆虫、両生類・爬虫類の分野でそれぞれ、熱帯の生物の新種記載を精力的に進めている3人の研究者に、新種記載の最前線についてお話しいただくとともに、アジア・太平洋地域の生物多様性観測に詳しい研究者からコメントして頂く予定です。本シンポジウムが、熱帯の生態学に関わる全ての人にとって刺激的な内容になることを期待しています。

学会間連携:

第32回日本熱帯生態学会年次大会では、関連分野の研究者との交流を深めるために、次の8つの学会と連携して大会を実施します:日本アフリカ学会、日本サング礁学会、日本マングローブ学会、日本タイ学会、日本島嶼学会、日本熱帯農業学会、日本泥炭地学会、東南アジア学会(これら連携学会の会員は、当学会の会員と同条件で研究発表できます)

優秀発表賞:

学会長による優秀発表賞を、口頭発表・ポスターの双方で設定します。複数のレフェリーによる厳正な審査を行います。審査基準など詳細は、大会ウェブサイトで後日公開します。同制度へエントリーする場合には、大会参加申し込みの際に所定欄にチェックをお願いします。

参加申し込み:

大会ウェブサイトからお申し込みください。ウェブサイトからの申し込みが難しい場合は、実行委員会までご相談ください。なお、発表者は日本熱帯生態学会会員と上記の連携学会会員に限ります。これらに該当しない方で、研究発表を希望する場合は、JASTE 会員管理窓口に連絡し、事前に会員登録を行ってください。研究発表される方は大会参加申し込みを **4月28日(木)17時**までに済ませてください。要旨提出締め切りは **5月20日(金)17時**必着です。

講演要旨:

研究発表をされる方は、講演要旨を1ページにまとめ、5月20日(金)17時までに大会事務局<jaste32@gmail.com>あて電子メールで添付ファイルとしてお送りください。ファイル形式はPDFまたはMS Word(.docx)を用いてください。講演要旨は、以下の様式で作成願います(テンプレートを大会ウェブサイトからダウンロード可能です)。レイアウトの修正は行いませんので、下記様式にご留意して作成・提出願います。要旨集はデジタル版のみとし、冊子での配布は行いません。図表写真はカラーで提出いただいても構いません。

- 余白は上下左右とも25mm.
- タイトル(第1行)と氏名・所属(第2行)は、更に25mm下げる(用紙左端からは50mm).
- 発表者の氏名の前に○印をつける.
- 本文と氏名・所属(第2行)の間は1行あける.
- 図表を挿入する場合、余白からはみ出ないように貼り込む.

参加費:

現地参加 一般(学生以外)5,000 円／学生 2,500 円

オンライン参加(一般と学生の区別なし)2,500 円

- ・現地参加の場合、前納で大会参加費を納めていただく必要はございません。当日会場で徴収いたします。
- ・オンライン参加の場合は、**5月31日(火)17時**までにお支払いください。
- ・お支払い頂いた参加費はお返しできません。
- ・参加費支払いに係る領収書は、「払込取扱票の受領書」もしくは「銀行等の受領書/領収書」などをもってかえます。
- ・懇親会は未定です。開催する場合の懇親会費は、当日会場で徴収いたします。

郵便局から郵便振替による送金:

口座番号:00290-3-144677

口座名:JASTE32 実行委員会

口座名(カナ):ジャステサンジュウニジッコウイインカイ

※郵便局で青色の払込取扱票を使用して下さい。

銀行からの振込みによる送金:

銀行名:ゆうちょ銀行 店名:〇二九(ゼロニキュウ)店(029)

口座種類:当座 口座番号:0144677

口座名(カナ):ジャステサンジュウニジッコウイインカイ

※ 銀行送金の場合には、必ず振込時にメールで振り込み者氏名を大会事務局に連絡してください。メールの件名は「JASTE32 送金」としてください。メール送付に困難のある方は実行委員会までご相談ください。

PayPal での決済:

大会ウェブサイトでお知らせします。

託児サービス:

本大会では、会期中の託児サービスを提供する予定です。詳細は、大会ウェブサイトに随時掲載予定です。

サテライトイベント:

JASTE31 に引き続き、本大会では、通常の研究発表および公開シンポジウムのほかにダイバーシティ推進・男女共同参画関連のイベントを計画しております。

詳細は、大会ウェブサイトならびにメーリングリストで随時お知らせします。

樹木における木部形態の多様性と機能

河合清定 (国際農林水産業研究センター 林業領域)

Diversity and functions in xylem morpho-anatomical traits in tree species

Kiyosada Kawai (Japan International Research Center for Agricultural Sciences [JIRCAS], Division of Forestry)

はじめに

「熱帯には自分の想像を超える世界があるに違いない」そんな憧憬を胸に、閑空発コタキナバル行き便に乗り込んだのは2010年の8月だった。北山兼弘先生と岡田直紀先生が主催する課外授業に参加した私は、東南アジア最高峰のキナバル山(標高4,095 m)に広がる熱帯山地林を見学する機会に恵まれた。山地林を構成する種の多様さにも驚いたが、何より興味を惹かれたのは樹形や葉の形といった外見的特徴の多様性と、それらの特徴が標高や土壌養分傾度に沿って急激に変化・収斂していくことだった。例えば、低標高では様々な大きさの葉が観察されたが、高標高や貧栄養のサイトでは、ほとんどの種が小さい葉をつけていた。この経験以来、植物の「かたち」—形態形質の多様性に潜むパターンとメカニズムに興味を持つようになった。あるかたちにはどのような機能があり、環境への適応にどのように役立っているのか？本稿では、筆者がこれまで研究を行ってきた葉脈と木部柔細胞について、その機能や生育環境との関連を簡単に紹介したい。

木部形態の重要性

樹木の形態形質には樹形から細胞の形状まで様々なスケールのもが含まれる。これらの形質は樹木の必須資源である光や水、栄養塩の利用戦略(獲得や保持、分配の様式)に影響を与え、ある環境での生存や成長、繁殖を介し、適応度に影響すると考えられる(図1, McGill et al. 2006; Violle et al. 2007)。例えば、最大樹高は光獲得や種子散布能力、乾燥耐性に関わる形質であり、湿潤で競争的な環境では樹高が高い方が有利とされる。これまで、どのような形態形質が、どのような資源利用(機能)と結びつき、成長率や生存率の違いをどう説明するのが調べられてきた(Kitajima 1994; Poorter and Bongers 2006; Hietz et al. 2017)。その結果、木部の形態形質の重要性が広く認められるようになり、近年研究が盛んに行われている。

木部形態の重要性を以下に2点示す。はじめに、陸上植物は光合成の際に葉にある気孔を開けるが、その際、大気が乾燥しているため必然的に水が失わ

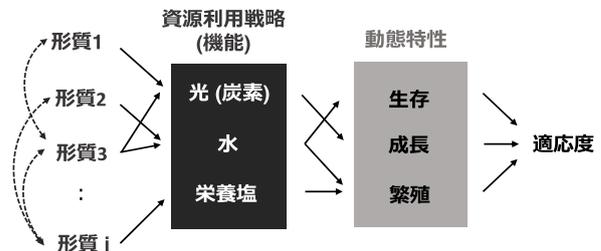


図1. 形質と資源利用戦略(機能), 動態特性との関係。

れるというジレンマを抱えている。したがって、植物は根から葉に至る水輸送経路を進化させ、これにより適切な含水率を保ちつつ光合成を可能にしている。言いかえると、根からの適切な給水なしには植物は干上がってしまうということである。この制約により、根から葉の通水経路の特性、特に輸送効率と安全性は光合成と物質生産を律速し、種の成長や生存に影響すると考えられている(Sperry 2000; Brodribb 2009)。実際に、植物体の水輸送効率は乾燥ストレス下で一般に低下するが、その低下度合いが低い種ほど、乾燥地に分布するという傾向が進化的にも支持されている(Larter et al. 2017; Trueba et al. 2017)。熱帯域で優占する広葉樹の場合、根から吸収された水はその経路の大部分を道管と呼ばれる中空の死細胞を通過する。したがって、道管の大きさや数、連結性、内壁の構造といった形態的な特徴が水輸送に大きな影響を及ぼす(Tyree and Zimmermann 2002; Lens et al. 2011)。

木部形態の重要性の2点目は、樹木のバイオマスの大部分が木部に集中していることに由来する。これは、陸上において光は一方方向的な資源であり、光をめぐる競争が生じた結果、光合成を行う葉群を高い位置に安定的に支える必要性を反映している。100 kg ~ 1 tの重さの樹木を想定すると、その重量の7割以上は幹木部に存在することが、世界中の樹木を調べたメタ解析からわかっている(Poorter et al. 2015)。したがって、木部の質的な変化がわずかであっても、個体全体から見ると大きな変化をもたらすことになる。例えば、樹体内での炭素の貯蔵形態である非構造性炭水化物(NSCs)の濃度は、葉や細根よりも木部で低いが、バイオマスが大きいため、木部は個体全体のNSCsの75%以上を占める主要な貯蔵養分のプールとなっている(Würth et al. 2005; Furze et al. 2018)。

葉脈形態の多様性と機能

根から葉に至る水輸送経路が樹木の物質生産に重要だと先ほど書いたが、中でも葉は個体全体の通水経路としては短いものの、全抵抗の 30%以上を占めることがわかっている (Sack and Holbrook 2006). したがって、葉の通水性 (葉内での水の流れやすさ) は個体全体の水輸送を律速する要因であり、光合成速度にも影響する (Brodribb et al. 2007). では種間で見られる葉の通水性のばらつきはどのような要因に規定されているのだろうか?

筆者は葉内での水の経路である葉脈の形態に着目した. 葉脈形態、特にその密度 (面積当たりの長さ) や枝別れのパターンは種間で大きく異なり、密度については種間で 25 倍以上異なることがわかっている (図 2, Boyce et al. 2009). 系統的なパターンを解析すると、比較的近い分類群でも葉脈形態は異なる傾向を示した (Kawai and Okada 2020). したがって、葉脈の形態の違いは、系統的な制約よりも機能的・生態学的な要請を反映し、異なる分類群で独立に進化した可能性がある.

葉脈の形態は種によって様々だが、共通する性質もある. 被子植物の葉脈は一般に太い低次脈と細い高次脈から構成される (Roth-Nebelsick et al. 2001). これを「葉脈の階層性」と呼び、原始的なシダ植物やイチョウなどには見られない特徴だが、この階層性にどのような役割があるかは不明だった. そこで、葉脈の機能として通水と力学的支持に着目し、低次脈と高次脈とで担う機能が異なるという仮説を立てた. そして、葉脈の形態が異なる温帯のブナ科樹木 8 種を対象に、葉の通水性を真空ポンプ法で、葉の力学特性として、葉の力学的強度を引張試験によって定量化した. 低次脈と高次脈の密度については、葉のスキャン画像と顕微鏡画像から求め、形質間の関係性を検討した.

その結果、異なる次数の葉脈は異なる機能と結びついていた (図 3). 太い低次脈の密度は葉の力学的強度と、細い高次脈の密度は葉の通水性と種間で正の相関を示した. また、低次脈と高次脈の密度は独立であり、力学的強度と通水性の間にも関係がなかった. 以上の結果から、葉脈の階層性は機能の役割分担と結びついていることが示唆された (Kawai and Okada 2016).

一方でこの研究には課題も残る. 今回求めた葉の通水性は実験室で求めた最大値であり、野外での値ではないことに注意が必要である. 葉の通水性は光強度や水分条件などに応じて、数分から数ヶ月のスケールで大きく変動することがわかっており (Sack and

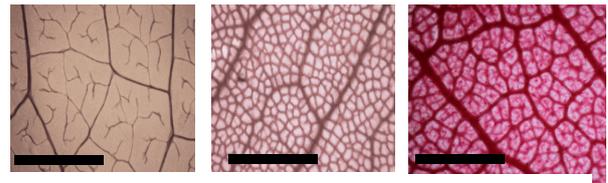


図2. 葉脈形態の多様性 (左:カツラ, 中央:イチイガシ, 右: *Shorea roxburghii*, パー: 1 mm).

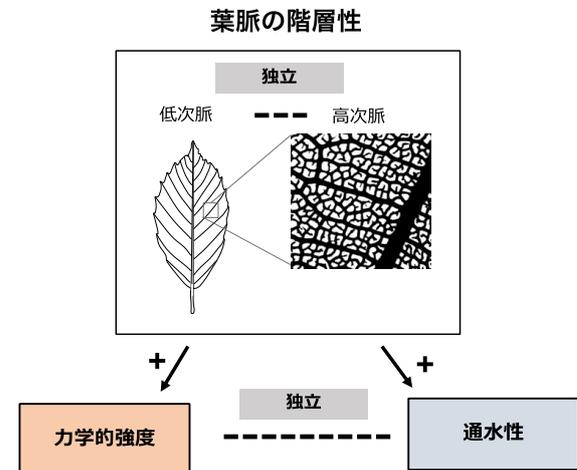


図3. ブナ科樹木で見られた葉脈形態と葉の力学的強度、通水性との関係.

Holbrook 2006), 葉脈形態がそのばらつきをどう説明するのかは検討が必要である. 現在、筆者らのグループは、葉の通水性の乾燥下での低下 (Scoffoni and Sack 2017) に着目し、通水性の日内変動が葉脈や表皮細胞をはじめとする葉の形態形質とどう関係するかを検討中である. また、葉脈形態の適応的意義を検討するために、日本列島における葉脈形態の地理的変異についても研究を進めている.

最近の葉脈研究の展開として、高次脈の密度と通水性の関係は単純ではなく、高次脈の周りを取り囲む維管束鞘細胞のリグニン沈着の有無によって関係が異なることが示された (Ohtsuka et al. 2018). リグニンが沈着することで通水性が低下するのだが、この沈着にはどのようなメリットがあるかはわかっていない. また、葉脈形態を指標として、過去の植物の生理特性 (Brodribb and Feild 2010) や古気候を復元する動き (Blonder and Enquist 2014) もあり、研究の展開が期待される.

木部柔細胞の多様性と機能

次に、葉の機能を支える枝や幹の木部の話に移ろう. 広葉樹の木部は一般に道管、木部繊維、柔細胞といった異なる細胞から構成される (Pratt and Jacobsen 2017). 道管と木部繊維は原形質を失った死細胞であり、道管は水や栄養塩の輸送、繊維細胞は樹体の力学的支持を担う. 一方、核をもつ柔細胞

(図 4)は水やデンプン、栄養塩の貯蔵や輸送、心材形成、障害応答など複数の生理的プロセスに関わると考えられている。道管と木部繊維については、その形状や配置が、木部の通水特性や力学特性にどのような影響を及ぼすかの知見は数多い (Hacke et al. 2001; Tyree and Zimmermann 2002; Jacobsen et al. 2005; Sperry et al. 2005)。しかし、柔細胞の機能についての実証研究はほとんどなかった。

近年、木部中の柔細胞の割合は種間で 29 倍もの変異があり、気温や降水量に応答して変化することが、世界中の樹木を対象としたメタ解析により示された (Morris et al. 2016)。ではこの変異は木部の主要機能(通水、貯蔵、力学的支持)とどう関係しているのだろうか? 柔細胞には樹幹方向に伸びる軸方向柔細胞と放射方向に伸びる放射柔細胞の 2 種類が存在し、材の形質や環境との関係が異なることから、異なる機能を有していると考えられている (Zheng and Martínez-Cabrera 2013; Morris et al. 2016)。軸方向柔細胞は道管との位置関係や接線方向への配列などでさらに細かく分類される点に注意が必要であるが、今回の研究では柔細胞を軸方向と放射方向とにざっくり分けて解析を行うことにした。

調査は京都府北部の冷温帯林と小笠原諸島の亜熱帯林で行い、葉の形態・生理特性が異なる計 29 樹種を対象とした(冷温帯林:14 種, 亜熱帯林:15 種)。生理的な活性が高い直径 1 cm の枝を対象とし、貯蔵に関わる特性として木部の可溶性糖、デンプン、窒素、リン濃度を、通水特性として最大通導度、乾燥下での水切れ度合、道管形態を、そして、材の強度の指標として材密度を測定した。また、冷温帯林のサイトでは枝の呼吸速度と肥大成長速度も測定した。柔細胞の割合については、枝の横断面の顕微鏡画像を取得し、柔細胞が占める面積割合を指標とした。二つのサイトで測定項目が若干違うため、直接の比較はできない点に注意されたい。

冷温帯林、亜熱帯林ともに、柔細胞の割合のばらつきは、放射柔細胞ではなく、軸方向柔細胞が引き起こしていた。先行研究 (Morris et al. 2016)と同様に、気温が高く降水量が少ない亜熱帯林で柔細胞の割合が高かった。また、材の強度にかかわる材密度と柔細胞の割合には関係がなかった。

冷温帯林での結果から、軸方向柔細胞の割合が高い木部では、窒素・リンの濃度、枝呼吸速度、理論的な通導度が高く、肥大成長も早いことがわかった。肥大成長にかかわる要因を細かく分析すると、軸方向柔細胞の増大に伴う枝呼吸速度の増加が成長速度に正の影響を与えていることが示唆された。

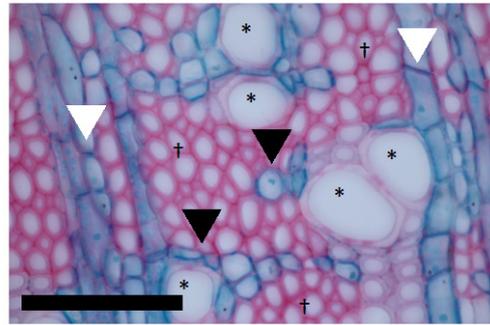


図4. 枝の横断面切片における木部柔細胞(黒三角:軸方向柔細胞, 白三角:放射柔細胞, *:道管, †:木部繊維, バー:100 μm)

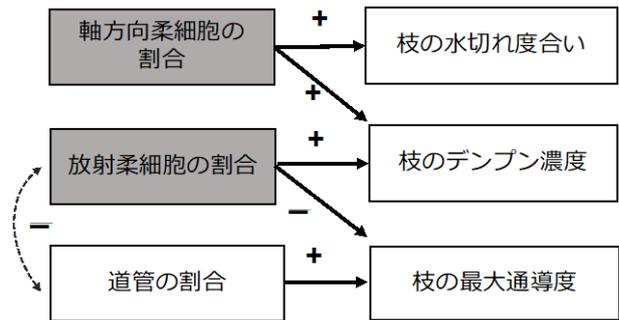


図5. 亜熱帯林における木部中の柔細胞の割合と木部の通水・貯蔵機能の関係 (Kawai et al. 2021 を改変)。

亜熱帯林の結果から、軸方向柔細胞の割合が高い木部では、乾燥下における枝の水切れ耐性が低いことがわかった。一方で、放射柔細胞の増加は道管面積の減少を伴い、通導度には負の影響を与えていた (図 5, Kawai et al. 2021)。軸方向柔細胞は乾燥下における木部の通水回復に貢献しているという指摘があり (Secchi and Zwieniecki 2011)、低い水切れ耐性を補償している可能性がある。また、軸方向・放射柔細胞の増加はどちらも貯蔵デンプン濃度の増加に関係していた。

以上の結果から、軸方向柔細胞が木部の通水、貯蔵機能に影響すること、軸方向と放射方向で柔細胞の機能が異なることがわかった、今後は、軸方向柔細胞の割合や配置における変異が著しい熱帯樹木(例、マメ科樹木)を対象に、温帯で得られた知見の一般化を行うとともに、今回調べられなかった機能(例、心材形成)を含め、柔細胞の多機能性を実証していきたい。

形態形質から生育環境を説明する: キナバル山の例

最後に、形態形質から種の生育環境を説明する試み (Kawai et al. 2020) を紹介したい。葉脈の研究で対象としたブナ科樹木は、世界中でおよそ 1000 種が知られ、その多様性、特にマテバシイ属 (*Lithocarpus*) とシイ属 (*Castanopsis*) の多様性は東南アジアでピーク

を示す (Hara 2019). ブナ科の特徴として、葉や材の形質が多様であり (Kawai and Okada 2019), 形質と生育環境との対応が強いことが挙げられる (Cavender-Bares et al. 2004). したがって、樹木の環境適応を形質から研究するには格好の分類群である (Cavender-Bares 2019). しかし、北米や南米に比べブナ科の形質研究は東南アジアで著しく遅れている。そこで、筆者はブナ科樹木の標高に沿ったニッチ分割に着目し、葉のサイズや葉脈をはじめとする形態形質と分布標高との関係を検討した。調査はブナ科の多様性が極めて高いキナバル山で行い、分布標高が異なる 12 樹種を対象とした。

その結果、分厚く頑丈な葉を持つ種ほど高標高、かつ幅広い標高帯に分布していた。熱帯山地林の上部は低温、強風、土壌の過飽和など複数のストレスがかかる環境であり、物理的に頑丈な葉を持つことで光合成が可能な期間を延ばしていると推察した。一方、葉脈形態や葉の炭素安定同位体比といった水利用に関わる形質は分布標高と関係せず、キナバル山の湿潤な環境を反映していると考えられた。さらに、今回の研究では種が分布する最低標高と関係する形質は見つからず、高標高に分布する種がなぜ低標高に分布できないかについては、実生や稚樹の段階での選択など他の要因を考慮に入れた更なる研究が必要だと考えられる。

展望

あるかたちにはどのような機能があり、環境への適応にどのように役立っているのか？この問いに答えることは、私(たち)の知的好奇心を満たすだけでなく、実用的な方向にも応用できる可能性を秘めている。熱帯林を取り巻く近年の状況として、気温の上昇と降水パターンの変化による乾燥化が進行し、熱帯林の損失と劣化が進む可能性が指摘されている (McDowell et al. 2018). 乾燥による樹木の枯死率は場所やサイズ、種によって大きく異なることが知られており、乾燥化が熱帯林の組成や構造、機能に与える影響を予測するためには、これらの要因の考慮が必要である。生理的な乾燥枯死のメカニズムについては議論があるが (Hartmann et al. 2018), 短期的で強い乾燥に対しては、木部の通水欠損が引き金になるとされている (Anderegg et al. 2016). したがって、将来の乾燥化に対する熱帯樹木のレジリエンスを、葉脈や道管の形態といった木部形態から簡便に予測できるようにするかもしれない (Powers et al. 2020). 作物においてはこのような表現型解析 (フェノタイプング) に基づく研究が盛んであるが、樹木、とりわけ熱帯樹

木においてはまだまだ進んでいない。今後は熱帯樹木においてフェノタイプングを進め、成長やストレス耐性の鍵となるような形態形質を探っていききたい。

謝辞

本稿は第 25 回日本熱帯生態学会吉良賞奨励賞受賞業績である”Kawai et al. (2020) Variations of leaf and stem traits in relation to altitudinal distributions of 12 Fagaceae species of Mount Kinabalu, Borneo. *Tropics* 29: 57-66”を中心にこれまでの研究をまとめたものです。吉良賞選考委員ならびに *Tropics* 編集委員の皆様へ感謝申し上げます。今回の奨励賞にご推薦下さり、12 年前にキナバル山に連れて行って頂いてから今に至るまで暖かくご指導・ご助言頂いている岡田直紀先生に深く感謝の意を表します。本研究は Sabah Biodiversity Centre, Sabah Parks の許可のもと実施しました。研究を実施するにあたり、岡田直紀先生、北山兼弘先生 (京都大学)、Berhaman Ahmad 教授、Ismawati Palle 講師 (サバ大学) の多大なるご支援とご協力を賜りました。また、大澤晃先生、檀浦正子先生、小野田雄介先生、石田厚先生 (京都大学)、岡裕泰領域長、田中憲蔵主任研究員 (国際農研) をはじめ多くの方々のご指導・ご協力のもと研究を進めることができました。この場を借りて皆様に厚く御礼申し上げます。一連の研究は日本学術振興会特別研究員奨励費 (20J01359, 17J05458) ならびに科研費 (20K15554, 19K23684, 18H04149) の助成を受けて実施しました。

引用文献

- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M et al. 2016. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:5024–5029.
- Blonder B, Enquist BJ. 2014. Inferring climate from angiosperm leaf venation networks. *New Phytologist* 204:116–126.
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:1771–1776.
- Brodribb TJ. 2009. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177:245–251.
- Brodribb TJ, Feild TS. 2010. Leaf hydraulic evolution

- led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters* 13:175–183.
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ. 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology* 144:1890–1898.
- Cavender-Bares J. 2019. Diversification, adaptation, and community assembly of the American oaks (*Quercus*), a model clade for integrating ecology and evolution. *New Phytologist* 221:669–692.
- Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz FA. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* 74:635–662.
- Furze ME, Huggett BA, Aubrecht DM et al. 2018. Whole-tree nonstructural carbohydrate storage and seasonal dynamics in five temperate species. *New Phytologist* 221:1466–1477.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT et al. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126:457–461.
- Hara M. 2019. Acorn Biology - Diversity and Adaptive Strategy of Fagaceae Species -. Kyoto University Press, Kyoto, Japan (in Japanese)
- Hartmann H, Moura CF, Anderegg WRL et al. 2018. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *New Phytologist* 218:15–28.
- Hietz P, Rosner S, Hietz-seifert U, Wright SJ. 2017. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. *New Phytologist* 213:170–180.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB et al. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* 139:546–556.
- Kawai K, Ahmad B, Palle I, Okada N. 2020. Variations of leaf and stem traits in relation to altitudinal distributions of 12 Fagaceae species of Mount Kinabalu, Borneo. *Tropics* 29:57–66.
- Kawai K, Minagi K, Nakamura T et al. 2021. Parenchyma underlies the interspecific variation of xylem hydraulics and carbon storage across 15 woody species on a subtropical island in Japan. *Tree Physiol.* doi: 10.1093/treephys/tpab100
- Kawai K, Okada N. 2020. Leaf vascular architecture in temperate dicotyledons: correlations and link to functional traits. *Planta* 251:17.
- Kawai K, Okada N. 2016. How are leaf mechanical properties and water-use traits coordinated by vein traits? A case study in Fagaceae. *Functional Ecology* 30:527–536.
- Kawai K, Okada N. 2019. Coordination of leaf and stem traits in 25 species of Fagaceae from three biomes of East Asia. *Botany* 97:391–403.
- Kitajima K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98:419–428.
- Larter M, Pfautsch S, Domec JC et al. 2017. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist* 215:97–112.
- Lens F, Sperry JS, Christman MA et al. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* 190:709–723.
- McDowell N, Allen CD, Anderson-Teixeira K et al. 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *New Phytologist* 219:851–869.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21:178–185.
- Morris H, Plavcová L, Cvecko P et al. 2016. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* 209:1553–1565.
- Ohtsuka A, Sack L, Taneda H. 2018. Bundle sheath lignification mediates the linkage of leaf hydraulics and venation. *Plant Cell and Environment* 41:342–353.
- Poorter H, Jagodzinski AM, Ruiz-Peinado R et al. 2015. How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents. *New Phytologist* 208:736–749.
- Poorter L, Bongers F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–1743.
- Powers JS, Vargas G. G, Brodribb TJ et al. 2020. A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. *Global Change Biology*

26:3122–3133.

- Pratt RB, Jacobsen AL. 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell and Environment* 40:897–913.
- Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Annals of Botany* 87:553–566.
- Sack L, Holbrook NM. 2006. Leaf hydraulicis. *Annual Review of Plant Biology* 57:361–381.
- Scoffoni C, Sack L. 2017. The causes and consequences of leaf hydraulic decline with dehydration. *Journal of Experimental Botany* 68:4479–4496.
- Secchi F, Zwieniecki MA. 2011. Sensing embolism in xylem vessels: The role of sucrose as a trigger for refilling. *Plant, Cell and Environment* 34:514–524.
- Sperry JS. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 104:13–23.
- Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK. 2005. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant, Cell and Environment* 28:456–465.
- Trueba S, Pouteau R, Lens F et al. 2017. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant Cell and Environment* 40:277–289.
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Ed. 2. Springer-Verlag, Berlin.
- Violle C, Navas M-L, Vile D et al. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892.
- Würth MKR, Peláez-Riedl S, Wright SJ, Körner C. 2005. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143:11–24.
- Zheng J, Martínez-Cabrera HI. 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany* 112:927–935.
-

書評

納豆の食文化誌

横山智著. 2021年. 303pp. 農山漁村文化協会(価格:2700円+税, ISBN 978-4-540-18117-7)

Book review. Food Culture of Fermented Soy-foods (*Natto*) in Asia and the Himalayas

By YOKOYAMA Satoshi. 2021. Rural Culture Association, 303pp.

小坂康之 (京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科)

KOSAKA Yasuyuki (Graduate School of Asian and African Area Studies, Kyoto University)

納豆研究の集大成

納豆の研究は大きく分けて2つの分野で行われてきた。発酵の仕組みを分析する微生物学や生化学の分野と、納豆にまつわる民俗を探求する食文化の分野である。両分野は互いに影響を与え合いながら、20世紀以降に目覚ましい発展を遂げてきた。本書は両分野の研究史をまとめ、その上に著者自身による発見を位置づけた、納豆研究の集大成である。

著者は文化地理学と東南アジア地域研究を専門とし、ラオス北部で長期のフィールドワークを行い、焼畑耕作や林産物交易の実態を明らかにしてきた。あるときラオス北部の市場で納豆に出会った。調べると、ラオス北部の納豆はほとんど研究されていなかった。ラオス北部をはじめ東南アジア大陸部には2000年頃まで入域困難な地域があり、発酵食品の食文化研究で有名な吉田集而や石毛直道も、詳細な研究をしていなかったのである。著者はその後、ラオスに加えて、ベトナム、タイ、ミャンマー、インド、ネパールの調査空白地帯で丹念に情報を収集した。そして「中国南部でコウジカビ発酵が失敗して枯草菌発酵の納豆ができた」とする吉田集而の一元起源説に対して、前著(横山 2014)で「納豆が複数地域で起源した」とする多元起源説を提唱した。本書では、アジアの納豆食文化が網羅され、納豆研究の新たな方向性が示されている。

アジアの多様な納豆

本書は合計12章から構成され、その内容は多岐にわたる。

人々は昔から納豆のほか、酒、味噌、醤油、ビール、ワイン、チーズ、ヨーグルトなど、さまざまな発酵食品を利用してきた。しかし発酵の仕組みが解明されたのは比較的新しい。まず19世紀にフランスのパスツールが、発酵は酵母や乳酸菌などの微生物の作用によることを証明した。日本では1894年に、農科大学(現東京大学農学部)の矢部規矩治が、納豆から初めて菌を分離した。分離されたのは、バチルス属細菌の

枯草菌だった。これらは微生物学分野の成果である。

一方、納豆の食文化研究を行った植物学者の中尾佐助は、納豆が日本とネパール東部とジャワ島を結ぶ三角形の地域内に分布することを見出した。そして中尾は「納豆はいわば大豆と植物とそれにつく菌の3種の、植物文化複合となっている」と指摘した。しかし納豆の製法や食べ方は地域や時代によって異なる。著者は本書で、自身による発見も含めて、アジアの納豆の全体像を描き出した。

たとえば日本では昔、稲ワラに煮ダイズを包んで納豆を作った。容易に入手できた稲ワラは、菌の供給源、煮ダイズの包装材、発酵時の保温の役割を担った。また稲ワラは、納豆作りのほか、細工、飼料、肥料、燃料にも利用された。しかし稲ワラ納豆は品質が安定せず、サルモネラ属細菌による食中毒も発生した。そのため1950年代後半に、納豆の品質管理のため、納豆製造業が都道府県による許可営業制になった。その結果、商業的納豆生産では培養した枯草菌で発酵させる方法が主流となり、稲ワラ利用がほとんどなくなった。

東南アジア(タイ、ラオス、ミャンマー)やヒマラヤ地域では、納豆作りに稲ワラ以外のさまざまな植物の葉が用いられる。煮ダイズはチーク、フタバガキの仲間、バナナ、クズウコンの葉などに包まれ、稲ワラが用いられることは少ない。ミャンマーのカチン州で糸引き納豆をつくる人々は、イチジクの仲間やパンノキの仲間の葉を使う。納豆の風味をよくするため、ミャンマーのマグウェ管区ではヤンバルナスビ、インドのシッキム州ではシダの1種を使う人もいる。中には植物利用をやめて、プラスチックバッグや、ダンボールと新聞紙で納

納豆の食文化誌

横山 智 著



納豆はおかず?
調味料? アジア・日本の
豊かな発酵世界を探る

豆を作る人々もいる。

東南アジアやヒマラヤ地域では、日本とは異なり、納豆が調味料として食べられることが多い。しかしグルタミン酸ソーダや魚介類を材料とする調味料の普及にともない、調味料としての納豆利用が減少する地域もみられる。

一方で新たに納豆作りを始める地域もある。タイの首都バンコクでは、1980年代に在留邦人や旅行者向けに納豆生産が始まった。生産会社の日本人社長は、はじめタイ産の稲ワラとダイズで試したが発酵に失敗したため、いまは日本の培養菌とアメリカ産のダイズを使って生産している。従業員には、故郷に納豆食の習慣のあるミャンマー出身のパオ人もいる。

日本では、稲ワラ納豆を復活させる企業もあらわれた。最も難しいのは、無農薬栽培の稲ワラの調達や、納豆の品質管理である。栃木県や三重県の企業は、これらの困難を乗り越えて、食の安全安心を求める消費者に稲ワラ納豆をオンラインで販売する。

本書の最後に、うま味源として発達した発酵食文化が考察される。かつて石毛直道らは、アジアの2大うま味文化圏として、中国東部から日本にかけての「穀醤卓越地域」と、東南アジアの「魚醤卓越地域」を提唱した。それに対して著者は、両者の境界域に納豆を調味料とする地域の存在を見出し、「アジア納豆地帯」と名付けた。そして「アジア納豆地帯」で多様な納豆が成立した背景として、モンスーン気候や、水田稲作や牧畜などの生業の影響を指摘した。

納豆の起源説を越えて

本書はアジア各地の納豆食の紹介に加えて、工業化以前の製法における、菌(真菌や細菌)と人々の付き合い方にふみこむ点で、従来の納豆研究とは一線を画する。ただし本書で紹介される東南アジアやヒマ

ラヤ地域の納豆作りでは、人々は菌の種類や働きを意識していないように思われる。菌の存在を知らずとも、風味を良くするために特定の植物を利用したり、煮豆に灰を混ぜたり、煮豆を暖かい場所に置いたりするのは、長年の経験で培われた在来知のなせる業である。

在来知による納豆製法を知れば知るほど、新たな疑問が湧いてくる。かつて植物を利用した人がプラスチックバッグで納豆作りに成功したとき、菌と人々の関係に何が起きているのだろうか。納豆を作る地域と作らない地域とで、温度や湿度などの気候条件はどのように異なるのか。ラオスにはラッカセイでつくる納豆もみられるが、なぜ納豆の材料にはダイズが多いのか。枯草菌以外の菌の繁殖による失敗は、どのくらいの頻度で起こるのか。枯草菌はコウジカビの大敵であるため、日本では酒蔵に入る前に納豆を食べない禁忌があるが、「アジア納豆地帯」の発酵食品作りでもそのような禁忌があるのだろうか？

これらの疑問を解き明かすには、食文化分野と微生物学分野の共同研究が必要である。フィールドワークで見出された興味深い事例に対して、マイクロな分析を行うことで、菌と人々の未知の関係を明らかにできるだろう。著者が指摘するように、枯草菌のドメスティケーションの新しい事例がみつかるかもしれない。

著者は今後、アフリカの発酵食品の調査も行う予定である。世界の発酵食品を比較すると、どのような地平が拓かれるのだろうか。納豆をめぐる旅はまだまだ続きそうである。

引用文献

横山智 2014. 『納豆の起源』東京: 日本放送出版協会.

書評

誰のための熱帯林保全か—現場から考えるこれからの「熱帯林ガバナンス」

笹岡正俊・藤原敬大 編. 2021 年. 251pp. 新泉社(価格 2,500 円+税, ISBN 9784787721037)

Book review. Tropical Forest Conservation for Whom? Implications for future tropical forest governance from field research. Edited by SASAOKA Masatoshi and FUJIWARA Takahiro. 2021. Shinsensha, 251pp.

佐野洋輔 (早稲田大学大学院人間科学研究科)

SANO Yosuke (Graduate School of Human Sciences, Waseda University)

熱帯林の動植物や生態、またそれらと人びとのかかわりを研究する人の多くは、自分が少しでも熱帯林保全に貢献できることを願っていると思う。しかし、近年、熱帯林保全をめぐる問題は高度に複雑化しており、熱帯地域を専門とする私たちでさえ、何が正しい情報で、何が善い行いなのか、ときに分からなくなる。商業伐採による熱帯林減少が日本で注目され始めた 1980 年代は、政府と企業が引き起こす森林破壊と人権侵害を告発する国際 NGO の発する情報が正しく、NGO を通じて地域住民を支援したり、そうした企業の製品を買い控えたりすることが善い行いであると考えることができた。しかし現在では、多くの企業が自らの生産・販売する熱帯産品について、環境や地域社会の持続可能性に配慮していることを謳い、一方で一部の NGO はそれをグリーンウォッシングであると主張する。こうした情報をどう判断すればよいのだろうか。

本書は、熱帯林保全のための様々な仕組みが整備された現在のインドネシアにおいて、そうした仕組みが熱帯林開発の現場に何をもたらしているのかを、周縁化された「草の根アクター」の視点から照射したものである。本書では、「社会的に公正で持続的な熱帯林の利用と管理を達成するために、さまざまな利害関係者(地域住民、私企業、NGO、政府組織など)が、時に対立しながらも協働していくプロセス」を「熱帯林ガバナンス」と呼ぶ(序章)。この熱帯林ガバナンスを支える代表的な仕組みが、企業の自主行動方針、国際資源管理認証、FPIC の原則である。本書は上記の仕組みを扱う第 1 部から第 3 部に加え、これらの仕組みから漏れ落ちる事例を扱う第 4 部の全 4 部で構成される。各部には各 2 章の事例報告や論考が収められ、関連する概念や情報を紹介するコラムも付されている。執筆者は、研究者と NGO スタッフから成る 8 名である。以下、部ごとに内容を紹介する。

企業の自主行動方針

第 1 部では、熱帯林保全をめぐる「現実」が、企業と NGO が競って発信する情報によって構築される様

が描かれる。環境面と人権面で様々な問題を起こしてきた巨大製紙メーカー APP 社は、2013 年に「森林保護方針」(自主行動方針)を打ち出し、第三者機関による監視・評価を受けることで企業イメージを回復した。しかし、ここには、APP 社の積極的な広報活動に加えて CSR 調査企業や APP 社が設立・

出資する NPO 等の存在によって企業側に有利な情報が氾濫し、情報発信力の弱い地域住民の声がかき消されている問題がある(第 1 章)。一方、APP 社を批判してきた NGO や、独立した第三者機関とされてきた大学も、近年、企業との協働が進むことで利益相反が生じている。そのため、こうした機関が発信する情報も鵜呑みにできない状況になっている(第 2 章)。

国際資源管理認証

第 2 部では、市場を通じてアブラヤシ農園開発の引き起こしてきた問題の解決を図るパーム油認証制度は、個々の現場の文脈次第では逆の効果を生むことが論じられる。小規模農家は、農園企業に囲い込まれた土地の外縁部で「違法農園」を開いていたが、認証制度が否定するアグロフォレストリー的な土地利用をしていることが多い。そのため、小規模農家が認証を取得するのは極めて困難であり、今後、認証制度が一般化すれば市場から排除されかねない(第 3 章)。一方、農園企業にとって認証制度はあくまでパーム油を高く売るためのツールである。そのため、認証機関が要求する労働問題の解決コストが高ければ企業は認証機関を脱退することを選択する。その結果、現場の問題は放置されてしまう(第 4 章)。



笹岡正俊・藤原敬大 編



FPIC の原則

第3部では、熱帯林開発の際に企業に求められるようになってきた地域住民の同意の取り付けは、現状では必ずしも紛争の解決や回避をもたらしていないことが示される。2007年、国連総会において「自由意志による、事前の、十分な情報に基づく同意」を意味するFPICが先住民族の権利として明文化された。これをきっかけに、国際NGOは先住民族に限らず事業対象地の地域住民からFPICを取得することを求めるようになった。しかし、企業に比べて資金力や交渉能力の乏しい地域住民は、すでに起こってしまった紛争について、不本意な解決案であっても同意せざるをえないことがある(第5章)。また、住民間で意見の相違があるなかではリーダーによる同意が「住民の同意」とされてしまい、それが住民間で新たな紛争の火種となっている(第6章)。

制度化がもたらしたもの

第4部では、企業の自主行動方針、国際資源管理認証、FPICの原則といった現在の熱帯林ガバナンスを支える仕組みの普及によって、日々の営みが「違法化」されてしまった人びとがいることが描かれる。ある企業の植林事業地内の保全区域に「不法に」入植した人びとは、「自然を守る」ために政府と企業により強制排除されたが、人びとが「不法占拠者」となった背景には政府の移住政策の制度的欠陥や企業の不十分な事業地管理があった(第7章)。スマトラ島カンパール半島では、住民が船材を調達してきた森が企業の産業造林事業地や生態系修復事業地として次々に囲い込まれた。その上、NGOの協力により住民が確保したわずかながらの社会林業地でも船材の伐採が禁止されたために、「違法伐採」による逮捕者が続出している(第8章)。

正しい情報と善い行い

本書からは、熱帯林ガバナンスを支える仕組みの整備によって熱帯林保全はたしかに進んだ一方で、草の根アクターの権利擁護は必ずしも進んだとは言えず、その実態が覆い隠されてしまっている現状が浮き彫りになった。これが、『誰のための熱帯林保全か』という書名に込められた意味であろう。以下、評者が冒頭で挙げた「何が正しい情報で、何が善い行い

のか」という疑問について、本書を読んで到達した評者なりの答えをまとめる。

第一に、一消費者として、熱帯産品の「正しい」情報を常に判別して購入する商品を選び取ることはもはや不可能である。たしかに、「事実(ファクト)」と「公正(フェアネス)」に留意しながら多様なアクターの発する情報を吟味していけば(第2章)、正しい情報に基づいた善い消費行動をとることは原理的には可能である。しかし、熱帯産の木材やパーム油を原料とする製品が私たちの生活にすでに深く浸透している今日、その一つひとつについて情報を吟味して購入するのはあまりに負担が大きい。その点、本書が消費者個人に責任を委ねることの限界を指摘し、ファクトチェック機関の活用や生産と消費の社会関係を近づけるといった方向性を示してくれたこと(第1章)で、評者は少し気が楽になった。

第二に、熱帯地域を専門とする研究者として、現場で出会う問題について、普遍的な「正しさ」によってのみ理解するのではなく、一歩引いてその問題の背景を探ってみることが重要である。例えば、小規模農家の「違法農園」(第3章)、保全地域の「不法占拠」(第5章)、船材の「違法伐採」(第8章)のいずれも、政府の不公正な土地権配分が背景にあった。少なくとも自分のかかわる地域やテーマをめぐる問題については、発信されている様々な情報を吟味し、ときに現場で自ら情報を掘り起こしてみる必要がある。その上で、正しい情報を発信したり、その情報に基づいて行動を起こしたりすることは可能であると感じた。

おわりに

本書は、インドネシアをフィールドとする方にとっては、インドネシアの各地で目にはするものの、外側からはうかがいしれないアブラヤシ農園や産業造林地の内情が描かれていて、とても興味深い内容であると思う。また、インドネシア以外をフィールドとする方にとっても、近年の熱帯林保全の動きを理解する上で重要な仕組みや概念が解説されているので、それぞれの地域で起こっている問題を読み解くためのヒントが得られると思う。各章・各コラムは相互に深く関係しているものの、どこから読み始めても理解できる構成になっている。一度手に取ってみることをおすすめしたい。

編集後記



2015年9月にウガンダのカリンズの森を訪問して、チンパンジーの食べる植物の葉っぱの形質を調べる調査に参加しました。当時はすぐに同定に使えるような適当な文献を持っていなかったのですが、2020年に「Field Guide to the Forest Trees of Uganda For Identification and Conservation」という本が出版されていたことを知り、さっそく電子版を購入してみました。当時、調査地で教えてもらった種名に違和感があったものや、自分たちの同定に自信がなかったものなども確認することができました。初めて電子版の書籍を購入しましたが、カリンズで採集記録がある情報など、すぐに検索できて便利ですね。

写真:ウガンダのカリンズの森で採集したイラクサ科 *Musanga leo-errerae* の若い果実 (2015年9月24日撮影)。

ニューズレターへの投稿は、編集事務局:北村 (shumpei@ishikawa-pu.ac.jp)・百村 (hyaku@agr.kyushu-u.ac.jp)へ。

日本熱帯生態学会事務局

〒739-8529
広島県東広島市鏡山 1-5-1
広島大学大学院先進理工系科学研究科
Tel & Fax: 082-424-6929
E-mail: jaste.adm@gmail.com

The Japan Society of Tropical Ecology

Graduate School of Advanced Science and
Engineering, Hiroshima University
1-5-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Hiroshima
739-8529, Japan
Tel & Fax: +81-82-424-6929
E-mail: jaste.adm@gmail.com

日本熱帯生態学会ニューズレター 126号

NL 担当: 北村俊平 (石川県立大学)
百村帝彦 (九州大学)

NL 編集事務局

〒921-8836 石川県野々市市末松 1 丁目 308 番地
石川県立大学 生物資源環境学部
環境科学科 植物生態学分野 (C210)
電話: 076-227-7478, FAX: 076-227-7410 (代表)

発行日 2022年2月25日

印刷 創文印刷工業株式会社 電話 03-3893-0111