



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	樹木の葉に見る防御戦略のいろいろ : 樹木の被食防衛能力が生物間相互作用に果たす役割とは?(光合成生産過程からみた樹木の環境適応)
Author(s)	松木, 佐和子; 小池, 孝良
Citation	森林科学, 45, 25-31 https://doi.org/10.11519/jjsk.45.0_25
Issue Date	2005
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/67819
Type	journal article
File Information	45_KJ00003709337.pdf



樹木の葉に見る防御戦略のいろいろ

—樹木の被食防御能力が生物間相互作用に果たす役割とは？—

松木 佐和子

(北海道立林業試験場 日本学術振興会特別研究員)

小池 孝良

(北海道大学北方生物圏フィールド科学センター)

はじめに

「世界はなぜみどりなのだろう？」地球上には植物を食べる動物（植食者）が数えきれないほど暮らしているのに、なぜ森林のみどりは食べ尽くされずにいるのか？という一見素朴にも思えるこの疑問は、研究者の間でも古くから問われてきた。この問いに対して、60年代初頭には「植食者の密度が低く抑えられている主要因はそれを食べる捕食者のおかげである」つまり植食者の群集構造はトップダウン的に決められているという見解が示された (Hariston et al., 1960)。しかし、その後植物と動物に関する研究が進む中で、これまで逃避や攻撃の手段を持たない静的な資源と考えられていた植物は、餌となり得る植物体に毒となる化学物質を蓄積したり、表面を堅くするなど、その形質を時間的にも空間的にも変化させる動的な資源であることが明らかになってきた (大串 1992)。これにより植物と動物の相互作用の維持には植物の防御能力が重要な役割を果たしているというボトムアップ的な考え方が強調されてきた (大串 1992, Koike et al., 2003)。

森林管理の視点からも、植物が本来備えている防御能力は注目されるべき研究課題である。天然林や造林の保護管理を行う中で、食葉性害虫の発生予測は難しく、被害が起きた際に薬剤（化学的農薬）や捕食者（生物的農薬）の利用といった応急処置的な対処で植食者を取り除く作業が現在は主流である (平間 2000)。しかし、近年、化学的・生物的農薬の生態系への負荷が問題視されており、植食者側の操作だけでなく、植物が本来有する防御能力を森林の保護管理に生かすことが求められている (尾崎 1992, 松木・小池 2004)。

MATSUKI Sawako and KOIKE Takayoshi
Various defensive strategy of woody leaves

樹木の葉が持つ防御とは？

それでは、樹木の葉にはどのような防御能力が備わっているのだろうか？ 植物の防御には、アルカロイドやカラン配糖体、テルペン類などの低分子の防御物質（質的防御物質）や、ポリフェノールやタンニンなどの高分子の防御物質（量的防御物質）など様々な化学物質によって植食者の摂食や消化を阻害する「化学的防御」、そして葉を堅くしたり棘や毛をつけることで植食者の摂食や歩行の妨げとなる「物理的（構造的）防御」とに大別される (図-1) (大串 1990)。

樹木の葉は、草本と比較して寿命も長く、その量も多いことから、低分子の化合物に比べて合成コストのかからない高分子のフェノール類（量的防御物質）や、葉の硬化や毛などの物理的防御が主たる防御手段であると言われているが、これらの防御物質は炭水化物を主原料としている。光合成作用によって合成される炭水化物は、

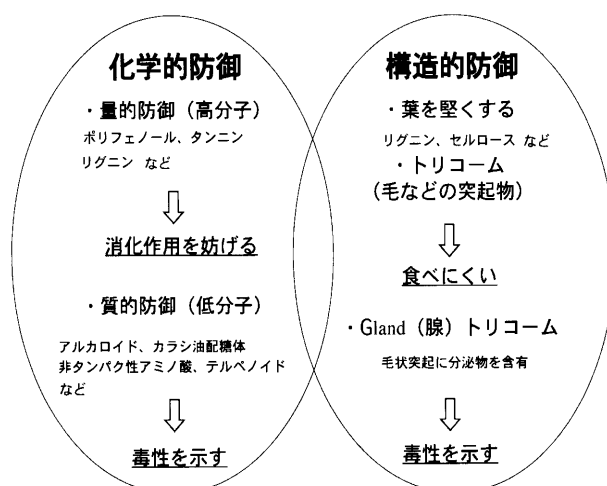


図-1 植物に見られる防御手段

もちろん防御だけに利用されるのではなく、成長のために必要な細胞の合成や、今後の成長に必要な貯蔵物質としても植物体内に振り分けられる。

葉の生産性と防御能力

樹木の成長と防御には、それぞれ光合成産物という共通の物質が必要となるため、どちらかを立てればどちらかは立たずというトレードオフな関係にあると推察されているが、これは成長/異化均衡仮説 (Growth/Differentiation Balance Hypothesis) として知られている (Mooney & Gulmon, 1982, Coley, 1988)。

森林は、成長パタンの異なるさまざまな樹木によって構成されているが、その成長パタンの違いは植物の餌としての質の違いにも反映され、植食者に影響すると考えられる。葉の平均寿命の短い種ほど、高い光合成能力を示すという関係は Koike (1988) によって既に確かめられているが、筆者らは広食性の食葉性昆虫であるエリサン (ヤママユガ科) に、葉の平均寿命が異なる7種の落葉広葉樹の葉を食べさせる実験を行った。その結果、葉の寿命が短い樹種、つまり光合成能力が高い樹種の葉を摂食した方が、エリサンの生存日数が長くなることが確かめられた (図-2)。この結果は、葉の生産性の高さと防御の強さは相反する関係にあることを示唆している。

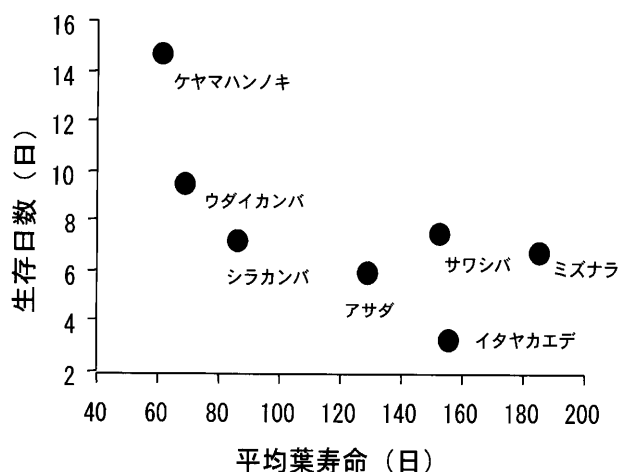


図-2 7種の落葉広葉樹稚樹葉を食べたエリサン幼虫の生存日数

樹木を取りまく資源環境と防御能力

森林内の光環境は多様であり、植物が獲得できる光合成産物量もまた生育場所によって大きく異なる。樹木の主な防御形質は光合成産物を主原料としていることから、光環境の違いは葉のエサとしての質にも影響をもたらす。筆者らは、8種の落葉広葉樹について全天下と被陰下 (光合成生産を抑制) で成長した稚樹葉の防御形質の違いを調べた (松木ら 2001)。その結果、種によって程度の違いはあるものの、ほとんどの種について総フェノール量、縮合タンニン量、葉の堅さともに全天下の方が高い値を示した (図-3)。

さらに、近年、大気中のCO₂濃度の増加が懸念されているが、CO₂濃度の上昇に伴い、植物と植物を利用する動物の関係がどのような変化を見せるか、についての議論も盛んに行われている。しかし、未だに統一された見解は得られていない。一般には、大気中CO₂濃度が上がれば植物が取り込むCO₂も多くなり、それによって炭水化物由来の防御物質も増え、食害が減る事が予想されている。しかし、その結果は生育する土壌養分条件や (Booker & Maier, 2001) 生育温度条件によっても (Kuokkanen et al., 2001)、異なる事が分かって来た。

筆者らの行った実験では、高CO₂下 (720 ppm) で栽培した6種の落葉広葉樹のほとんどが、通常大気下 (360 ppm) で栽培したものよりも葉の堅さの指標となる単位面積あたりの葉乾重 (LMA)、防御化学物質である総フェノール、縮合タンニンといった防御形質が高まる傾向は見られたものの、ほとんどの樹種では明瞭ではなかった (なお、大気中CO₂濃度以外の生育条件は一定) (図-4)。一方、柴田ら (2005) の研究においては、高CO₂下でかつ貧栄養 (与える栄養塩のうち、窒素含有量のみ低くする処理を施した場合) で栽培されたケヤマハンノキを与えられたハンノキハムシの生存率が低くなることが確かめられている。しかし、高CO₂下で富栄養の場合には、幼虫の生育期間が長くなるものの生存率は低下しないことから、高CO₂下の方が食害被害は増える危険性も同時に示唆している。高CO₂下で食害被害が起こりやすいか否かについては、土壌環境など様々な生育条件によって大きく左右されることが予想され、今後の詳細な研究が待たれる。

光合成生産過程からみた樹木の環境適応

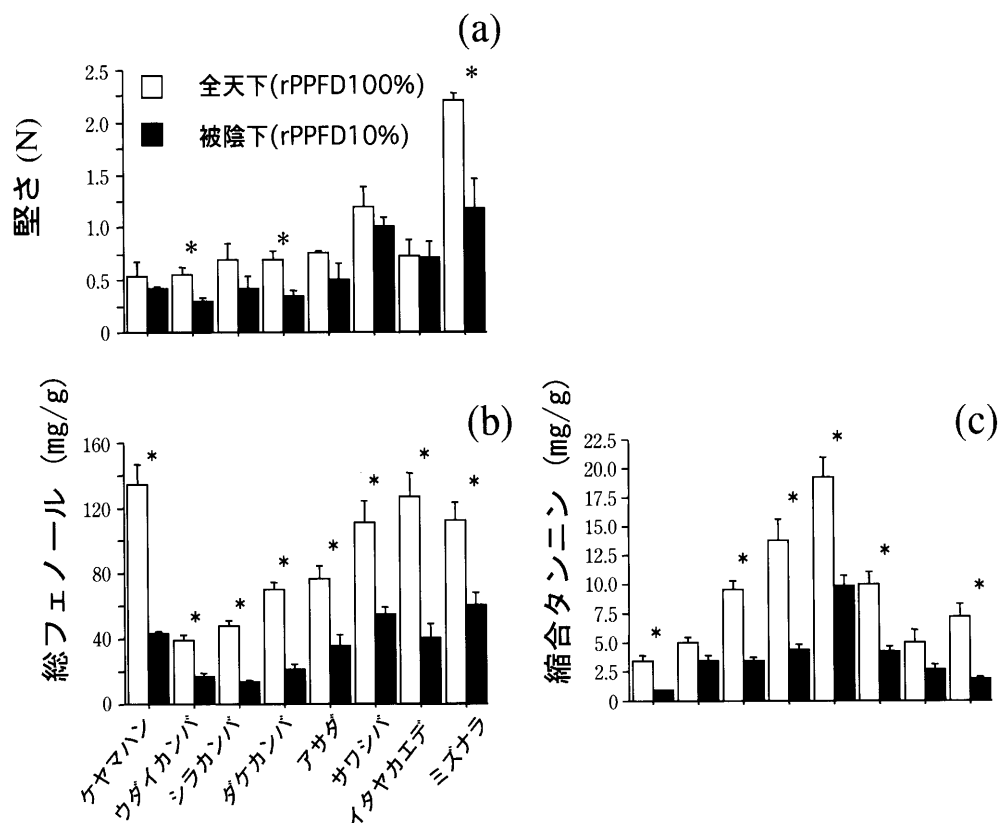


図-3 全天下と被陰下で生育した落葉広葉樹稚樹の (a) 葉の堅さ、(b) 総フェノール量、(c) 縮合タンニン量 (*は $p < 0.05$ の有為差を示す。)

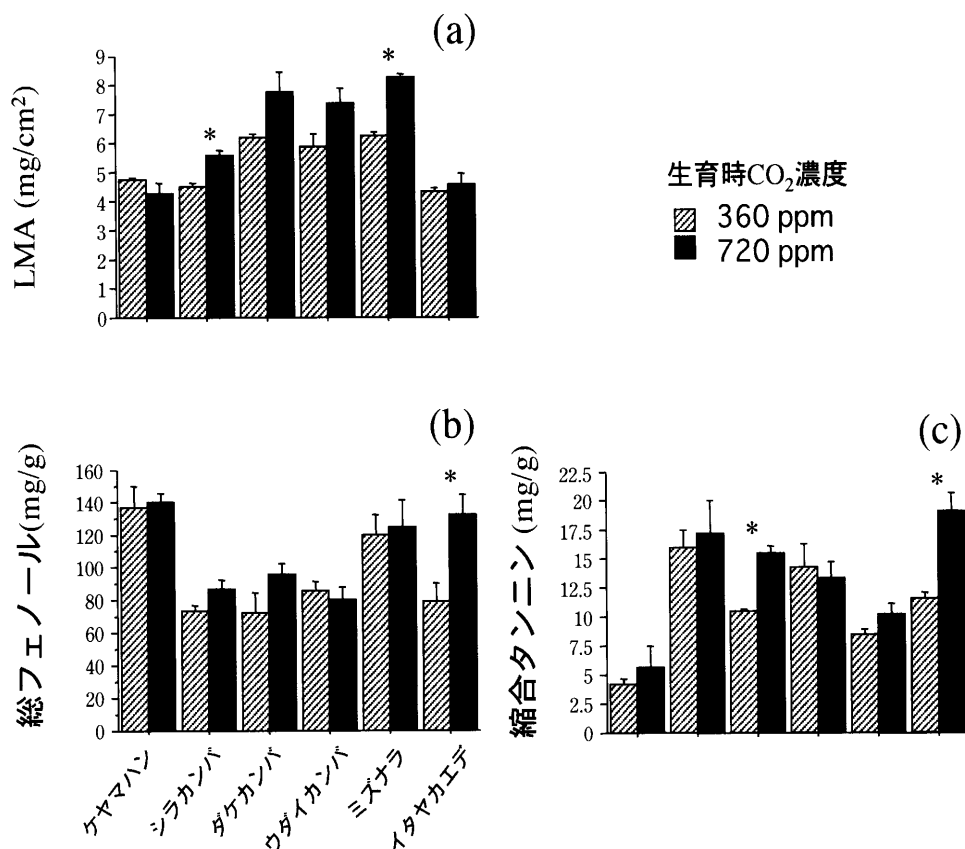


図-4 高CO₂下 (720ppm) と通常大気下 (360ppm) で生育した落葉広葉樹稚樹葉の (a) 単位面積あたりの乾重量 (LMA)、(b) 総フェノール量、(c) 縮合タンニン量 (*は $p < 0.05$ の有為差を示す。)

展葉の季節性にもなう防御能力の変化

春先から初夏にかけて樹木を観察していると、樹木の葉の展開の仕方は様々であることに気づく。ナラ類のようにほとんどの葉を春に一齐に開き、秋まで葉を付け替えることのないタイプ（一齐開葉型）から、ケヤマハンノキのように春先から当年枝の伸長が始まり、同時に次々と新しい葉を展開するタイプ（順次開葉型）など様々である（菊澤 1986）。一齐開葉型のナラ類の樹木では春先の若い葉は食べられ易く、秋にむかって防御能力が増し、食べられにくくなるのが観察されているが（Feeny, 1970）、葉の加齢（aging）と防御能力に密接な関係があることは古くから指摘されている（Field & Mooney, 1983）。それでは、生育期間中、何回も開葉期を迎える（つまり季節を通して若い葉を持ち続ける）一齐開葉型以外の樹木では、その防御の季節変化はどうなっているのだろうか？ カバノキ属の3種、シラカンバ、ダケカンバ、ウダイカンバは、春に春葉を一齐に展開し、およそ1ヶ月後に当年枝の伸長が始まり順次に夏葉を展開して行く、いわゆる「中間型（異形葉型）」の開葉パターンを示す（菊澤 1986）。筆者らはこの3種について、春（5月）、夏（7月）、秋（10月）の3時期でそれぞれ開葉後約3週間目の葉について防御形質を比較した。

その結果、縮合タンニン量には季節による顕著な違いは見られなかったが、葉表面の毛状突起（トリコーム）密度には顕著な違いが見られた（図-5、写真-1）。そこで興味深いのは、シラカンバとダケカンバは春に最も毛状突起の密度が高いのに対して、ウダイカンバでは季節を通して毛の密度が高く、むしろ夏葉の方が毛の密度は高い傾向にあった。また総フェノール量も、シラカンバ

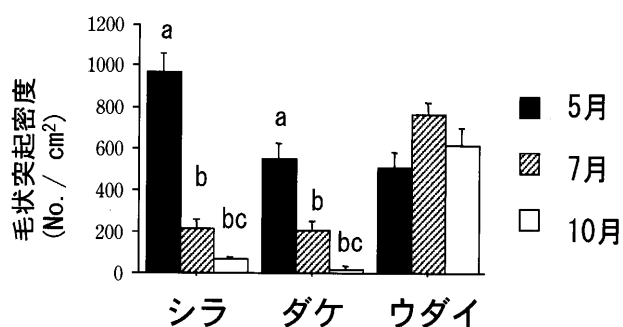


図-5 カンバ類3種の毛状突起密度の季節変化（アルファベットの違いは $p < 0.05$ の有為差を示す。）

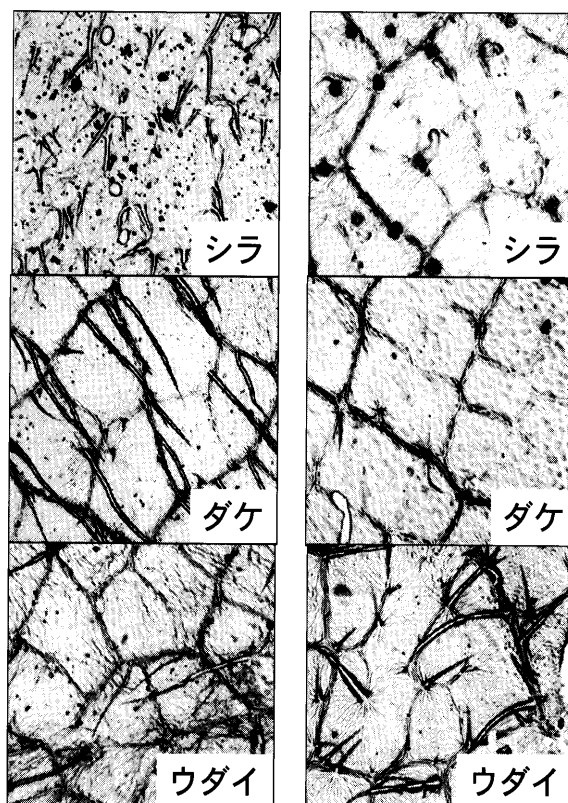
とダケカンバは春葉の方が夏葉より高い傾向が見られたが、ウダイカンバは春葉よりも夏葉で高かった。このように、近縁種間で、同様の開葉パターンであるにも関わらず、防御形質の季節パターンに違いが見られた（Matsuki et al., 2004）。

シラカンバやダケカンバは春葉の開葉時期も早く、当年枝の初期成長が非常に早い。一方、ウダイカンバは春葉の開葉はシラカンバより1週間以上遅い割には、夏葉が出現する（つまり当年枝が伸長し始める）時期は他の樹種とさほど差がなかった。また、ウダイカンバの当年枝の成長速度は生育期間を通してほぼ一定だった。春葉は開葉しきっているが、夏葉はまだ開葉していない時期に、全ての葉について葉面積の50%を切除する実験を行ったところ、シラカンバとダケカンバでは当年の成長が春葉の切除により低下する影響が見られたが、ウダイカンバでは影響がほとんど見られなかった。

以上の結果から、ウダイカンバの春葉の価値はシラカンバなどと比較して低く、防御にコストを費やす必要性

春葉（5月）

夏葉（7月）



X 40

写真-1 カンバ類3種のトリコーム（毛状突起）の顕微鏡写真

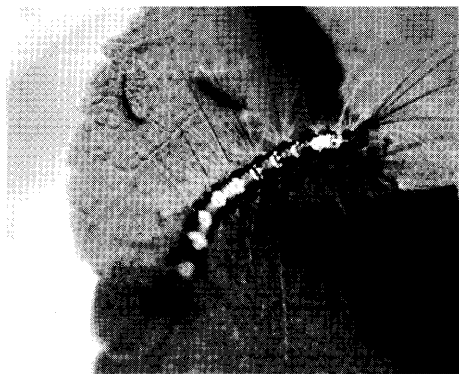
光合成生産過程からみた樹木の環境適応

もシラカンバなどよりは低いことが推察された (Matsuki et al., 2004)。

食葉性昆虫の大発生と被食害の不均一性

食葉性昆虫の食害被害に、日頃気づくことは少ないかも知れない。しかし、北海道の森林では数年に1回の頻度でなんらかの食葉性昆虫が大発生している。中でも、特定の樹種だけでなく、さまざまな樹種を食べる昆虫 (ジェネラリスト) が発生した場合には、その被害面積も広範囲に渡る。

マイマイガ (ドクガ科) (写真-2) の大発生は明治時代初期から記録があるが、大規模な食害は、約10年間で起きている (原 2002)。通常、大発生時には強度の食害が1~2年続くが、枯死木が見られるのは希である。しかし、極めて大規模な被害が出た1960年代初頭や1980年代末の大発生時には、立地条件が悪い林地や一部のカンバ林、カラマツ造林地で枯死被害の記録がある (尾崎 1990)。2002年の夏、道北地域ではさまざまな落葉樹を食べるマイマイガの食害が広範囲に見られた。そこで林内をよく見てみると、樹種によって食害の程度が明らかに異なっていることに気づいた。そこで、マイマイガの卵塊を屋外から採集してきて、恒温器内でさまざまな落葉広葉樹の葉を初齢幼虫から食べさせる実験をしたところ、ほとんどの幼虫は蛹化するまでに成長したが、食べさせた樹種によって成長速度や最終サイズが異なることが分かった (未発表データ)。



Lymantria dispar

マイマイガ

写真-2 マイマイガの幼虫

同じく、さまざまな落葉樹を食害するフユシャク類の大発生も約10年間で起きている (原ら 1995)。最近では、1993~1995年にナミスジフユナミシャク (シャクガ科) (写真-3) が山火事後のウダイカンバ再生林に大発生し、その後枯死する大径木が見られた (原ら 1997)。2004年は、フユシャク類の大発生年から10年目を数える。2004年に実施した北海道内における予備調査では、道央を中心とした数多くの林分で高密度のフユシャク類の出現を確認しており、2005年度にはさらにその規模を広げることが予想される。

しかし、やはり林内を詳しく見ると、樹種によって、また同種内でも生育地によって食害の程度は異なっていた。例えば、同じカバノキ属に属するウダイカンバとシラカンバでは、隣接している個体にも関わらず、フユシャク類による食害率が大きく異なることが筆者らの予備調査からも確認されている (図-6、写真-4)。また、



Operophtera brumata

ナミスジフユナミシャク

写真-3 ナミスジフユナミシャクの幼虫

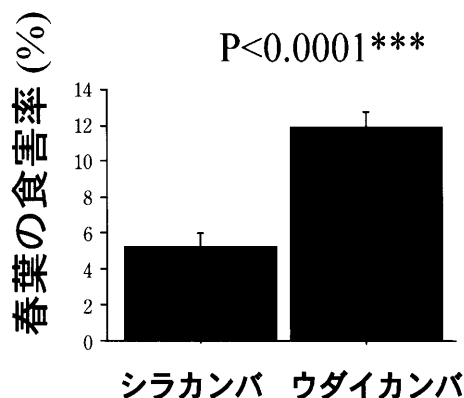


図-6 隣接するシラカンバとウダイカンバの春葉の食害率



シラカンバ



ウダイカンバ

写真-4 隣接するシラカンバとウダイカンバの食害状況

山火事後に再生したウダイカンバ一斉林において、尾根部と沢部ではフユシャク類による食害率が異なることも確認された（未発表データ）。これらの原因については現在調査中であるが、前章でふれた、葉の防御能力の違いとともに、フユシャク類がフラッシュフィーダー（開芽期に食害する植食者）であるという特徴から、開芽のタイミングと昆虫の孵化時期など、植物側、動物側双方の生物季節的なタイミングのマッチングなども大きく影響している可能性を考えている。

おわりに

樹木の防御戦略がいろいろ（不均一）であることは、森林の健全性を維持する上でどのような意味を持つのだろうか？ おそらく、植物を利用する動物にとって、植物の餌としての質が不均一であることは、個体数密度を急激に増やす上では不利であろう。実際、複数の作物を混植した畑では、単一の作物だけを栽培した畑よりも害虫密度が低いという結果も示されている（尾崎 1992）。この1つの理由としては、植生が多様になると、捕食者や寄生者などの天敵が豊富になることがあげられるが、さらに、植物の質の複雑さ自体が害虫密度を抑制していることも作物の実験から示されている（尾崎 1992）。

森林においても、葉の防御能力が不均一であること自体が、植食者を抑制する上で重要な役割を果たしていることが充分考えられる。食葉性昆虫の大発生など樹木が希に経験する非常事態に（そもそも寿命の長い樹木にとっては、「希な非常事態」ではないのかもしれないが）、森林を構成する樹種やサイズが不均一であることがどの

ような意味を持つのか？ を探ることは、現在森林が抱えている問題を解決する糸口に繋がるかも知れない（松木・小池 2004）。そしてまた、樹木を取りまく生育環境は地球温暖化に伴う気候変動によって刻々と変化を遂げており、樹木と植食者の関係性にどのような変化が生じるのかを予想することも重要な課題だろう。

引用文献

- Booker, F.L. & Maier, C.A. (2001) Atmospheric carbon dioxide, irrigation, and fertilization effects on phenolic and nitrogen concentrations in loblolly pine (*Pinus taeda*) needles. *Tree Physiology* 21 : 609-616.
- Coley, P.D. (1988) Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74 : 531-536.
- Feeny, P. (1970) Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51 : 565-581.
- Field, C. & Mooney, H.A. (1983) Leaf age and seasonal effects on light, water and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56 : 348-355.
- 原 秀穂・東浦 康友・洞平 勝男・高橋 儀昭 (1995) 道北地方の広葉樹林で大発生しているシャクガ類について 森林保護250 : 41-43.
- 原 秀穂・東浦 康友・洞平 勝男・高橋 儀昭 (1997) ナミスジフユナミシャクの食葉被害によるウダイカンバの枝枯れ・枯損 森林保護257 : 7-8.

光合成生産過程からみた樹木の環境適応

- 原 秀穂 (2002) 森林をまもる, 全国森林病虫獣害防除協会: 299-302.
- Hariston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- 平間 勝広 (2000) 広葉樹林の気象害と病虫獣害 (第IV章). In「広葉樹林育成マニュアル」監修: 北海道立林業試験場. 北海道林業改良普及協会, 札幌. pp.117-161.
- 菊澤 喜八郎 1986.「北の国の雑木林」. 蒼樹書房, 東京.
- Koike, T. (1988) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biology* 3: 77-87.
- Koike, T., Matsuki, S., Matsumoto, T. Yamaji, K. Tobita, H. Kitao, M. & Maruyama, Y. (2003) Bottom-up regulation for protection and conservation of forest ecosystems in northern Japan under changing environment. *Eurasian Journal of Research* 6: 177-189.
- Kuokkanen, K., Julkunen-Tiitto, R., Keinänen, M., Niemelä, P.N. & Tahvanainen, J. (2001) The effect of elevated CO₂ and temperature on the secondary chemistry of *Betula pendula* seedlings. *Trees* 15: 378-384.
- 松木 佐和子・小池 孝良 (2004) 被食防衛の樹種特性を生かした森林保全管理 北方林業56(8): 17-20.
- 松木 佐和子・松本 剛史・小池孝良 (2001) カバノキ科を中心とした落葉広葉樹5種の葉切除に対する応答. 日本林学会北海道支部論文集49: 24-26.
- Matsuki, S., Sano, Y. & Koike, T. (2004) Chemical and physical defense in the early and late leaves in three heterophyllous birch species native to northern Japan. *Annals of Botany* 93: 141-147.
- Mooney, H. A. & Gulmon, S.L. (1982) Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- 大串 隆之 (1990) 昆虫と植物の相互関係. 遺伝. 44(6): 19-22.
- 大串 隆之 (1992) 昆虫と植物の相互作用. In: 川那部浩哉監修「さまざまな共生」平凡社, 東京. pp.97-114.
- 尾崎 研一 (1990) 北海道におけるマイマイガの大発生 森林防疫39: 13-16.
- 尾崎 研一 (1992) 植物の防御戦略を利用した害虫管理. 北海道の林木育種34: 16-21.
- 柴田隆紀・松木佐和子・野村昌弘・飛田博順・北尾光俊 (2005) 異なるCO₂と窒素条件で生育したケヤマハンノキを餌としたハンノキハムシの成長. 日本林学会北海道支部会論文集 印刷中.