



Title	紅葉の仕組みとその役割について
Author(s)	北尾, 光俊; Kitao, Mitsutoshi
Citation	低温科学, 83, 61-67
Issue Date	2025-03-29
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.83.61
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/94819
Type	departmental bulletin paper
File Information	06_p061-067_LT83.pdf



紅葉の仕組みとその役割について

北尾 光俊¹⁾

2024年11月28日受付, 2024年12月27日受理

紅葉はクロロフィルの分解と同時に赤い色素であるアントシアニンが集積することによって生じる。アントシアニンの働きとしては、1) 遮光効果と抗酸化作用によって低温下での光ストレスから葉を守り、窒素回収に貢献するという「光防御仮説」と、2) 植食性昆虫に対して防御物質が多く窒素栄養が少ないことを知らせるシグナルとして働くという「共進化仮説」が主流であった。本稿では、ハウチワカエデの季節変化を調べた研究を例に取り、アントシアニンがデンプンの代替として光合成産物の消費先となることで糖濃度の上昇と光阻害を抑え、窒素回収に貢献するという新しい説を紹介する。

Mechanisms and roles of autumn coloring

Mitsutoshi Kitao¹

Two major hypotheses regarding the role of anthocyanins are the 'photoprotection hypothesis' and the 'co-evolution hypothesis.' The former suggests that anthocyanins function as a sunscreen and antioxidants, while the latter proposes that anthocyanins serve as a signal indicating a higher amount of defensive substances and poor nutrient conditions. Based on the seasonal changes in physiological traits of a typical anthocyanic tree species, *Acer japonicum*, we propose a novel hypothesis: anthocyanins act as alternative sinks for carbon and energy in response to a decline in starch synthesis, contributing to nitrogen resorption by circumventing photoinhibition.

キーワード: 代替エネルギー消費, アントシアニン, 窒素回収, 光阻害, 糖バッファー
Alternative energy sink, anthocyanins, N resorption, photoinhibition, sugar buffer

1. はじめに

秋の山を眺めると、葉が紅く色づく木（紅葉）、黄色くなる木（黄葉）、そして緑のまま冬を迎える樹と様々であり、それぞれが相まって美しい景観を織りなしている。とりわけ落葉広葉樹と常緑針葉樹が混交する北海道では、長い冬を迎える前のひととき、色とりどりの木々が私たちの目を楽しませてくれる。紅葉は、赤い色素であるア

ントシアニンが集積すると同時に緑の色素であるクロロフィルが消失することで生じる。黄葉は、アントシアニンは集積せずにクロロフィルが消失し、残存するカロテノイドの黄色が顕わになることで生じると考えられている。紅葉の原因となるのはアントシアニンという赤色の色素である。アントシアニンは糖を基質として合成されるフラボノイド化合物のアントシアニンに糖が結合した配糖体の総称であり、結合する糖の種類や結合部位の

連絡先
北尾 光俊
森林総合研究所北海道支所
〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7番地
Tel: 011-590-5526
Email: kitao@ffpri.affrc.go.jp

1) 森林総合研究所北海道支所
Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products
Research Institute, Sapporo, Japan

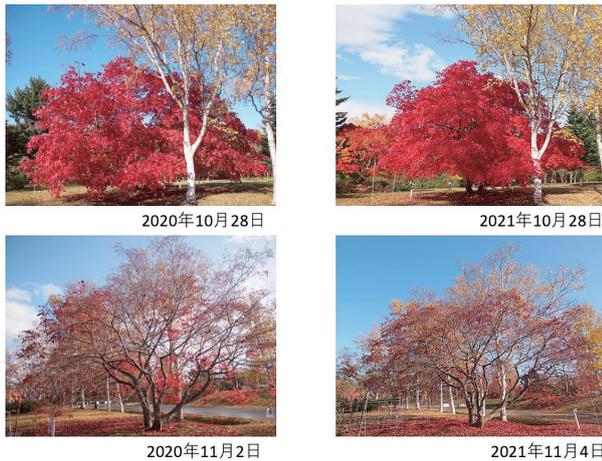


図1：ハウチワカエデの紅葉。森林総合研究所北海道支所樹木園に生育する樹齢約50年、樹高約10mのハウチワカエデ成木。2020年と2021年で紅葉と落葉のタイミングはほぼ同じであった。

違いによって数多くの種類がある。カエデ類の紅葉では主としてアントシアニジンの1種であるシアニジンにグルコースが結合したCyanidin 3-O-glucoside が集積することが報告されている (Iwashina and Murai, 2008)。

紅葉する樹木の中でも特にカエデ類は鮮やかな赤色を呈するものが多い。ちなみに「カエデ」というのはカエルの手(蛙手)に由来しており、切れ込みが浅いものが「カエデ」(イタヤカエデ、ハウチワカエデなど)、切れ込みの深いものが「モミジ」(イロハモミジ、ヤマモミジなど)と呼ばれている。本稿は、カエデ類の中でもひときわ美しく紅葉するハウチワカエデ (*Acer japonicum*) の生理機能の季節変化をもとに紅葉の仕組みとその役割について概説する(図1)。

2. 転流阻害と紅葉

葉の糖含量とアントシアニンの集積には密接な関係があることが知られている。インターネットで紅葉について検索すると「秋になると離層形成により師管がブロックされることで転流が阻害され、葉の糖濃度が上昇することでアントシアニンの集積が生じる」という解説が散見される。事実、枝への環状剥皮処理 (Murakami et al., 2008) や冷却処理 (Schaberg et al., 2017) によって転流を抑制することでアントシアニンの集積が誘導されることから、離層形成による転流阻害が紅葉の一因であると考えられていた。ハウチワカエデを対象として紅葉期の離層形成について

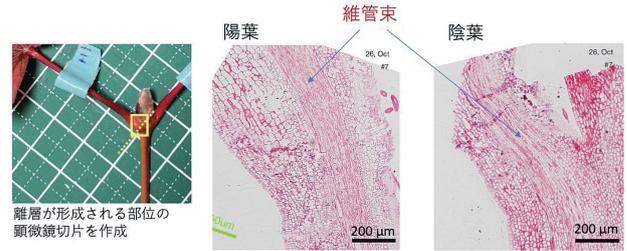


図2：ハウチワカエデ紅葉期における葉柄部の顕微鏡切片 (矢崎未発表)。紅葉期 (2020年10月26日) においても明確な離層の発達は見られない。

顕微鏡観察を行ったところ、離層による師管のブロックは確認されなかった (図2)。サトウカエデ (*Acer saccharum* Marsh.) では赤い葉より黄色い葉の方が離層形成のタイミングが早いという研究例 (Schaberg et al., 2008) も離層による師管のブロックがアントシアニンの集積を必ずしも誘導するわけではないことを示唆している。さらに、ハウチワカエデの葉のアントシアニン量と窒素含量の定量を行ったところ、紅葉期の葉の窒素含量の低下 (すなわち転流による枝や幹などの貯蔵器官への窒素回収) とアントシアニンの集積は同時に進行していることが明らかとなり (Kitao et al., 2024)、転流阻害が生じることでアントシアニンの集積が誘導されるのではないことが示唆された。

3. 日の当たり方と紅葉

紅葉が鮮やかな赤色を呈するためには、日がよく当たり気温が低い方がよいと言われている。ハウチワカエデの樹冠外側と樹冠内部の葉でアントシアニン量を比較すると日当たりの良い樹冠外部の葉の方に顕著に高いアントシアニンの集積が観察された。紅葉の初期段階では樹冠を外側から眺めたときには全体が赤くなっているように見えるが、樹の下から上を眺めると日の光が差し込むところだけが赤くなり、葉が重なり日の当たらないところは緑のままである (図3)。このような光と紅葉との関係はアントシアニンが光を遮ることで葉を守る「光防御仮説(後述)」の根拠の一つとなっている。

活性酸素が葉緑体での光合成反応に付随して発生することを考えると葉緑体内に抗酸化作用のあるアントシアニンを集積するほうが有利であるが、実際にはアントシアニンは液胞内に局在し酸性条件下で安定する。アントシアニンが抗酸化物質として機能する際には、葉緑体内で



図3：樹冠の下から見上げたハウチワカエデの紅葉の様子(2020年10月13日撮影)

生じた活性酸素を過酸化水素として液胞まで移動して消去していると考えられている (Agati et al., 2020, 2021)。葉内でのアントシアニンの分布は、表皮細胞に集積する場合と表皮細胞の下に位置する柵状組織を中心に集積する場合がある。常に赤色を呈するバジルの品種の場合は表皮細胞にアントシアニンを集積する (Tattini et al., 2014)。一方で、ノルウェーカエデ (*Acer platanoides* L.) では、春先には表皮細胞にアントシアニンが集積するが、秋の紅葉期には葉肉細胞に集積する (Merzlyak et al., 2008)。季節によるアントシアニン集積部位の違いは、それぞれの時期におけるアントシアニンの機能の違いを反映していると考えられる。

4. アントシアニンを巡る2つの仮説

アントシアニンの働きとして2つの有名な仮説が存在する (Archetti et al., 2009)。一つ目は「光防御仮説 (photoprotection hypothesis)」と呼ばれるもので、アントシアニンは光を遮る働きを持ち、強い光によるストレスを回避して葉を守り、秋季の養分回収、特に窒素回収に貢献すると考えられている。また、アントシアニンが持つ抗酸化作用も強光による活性酸素の発生に対処するための「光防御」に含まれる。もう一つの仮説は「共進化仮説 (co-evolution hypothesis)」と呼ばれるもので、アントシアニンの赤色は、植食性昆虫に対して窒素などの栄養が少ないことや被食防御物質が多いことをアピールして昆虫を忌避するというものである。具体的には昆虫による秋の産卵を避けることで、翌春の食害被害を抑える効果がある

とされている。

北米ではヨーロッパと比べて日射量が多く、気温の変動も大きいため紅葉する樹種が多いことを示して光防御仮説の正当性を主張した論文 (Renner and Zohner, 2019) から端を発し、学術雑誌「New Phytologist」の誌面上で繰り返り広げられた一連の議論は、2000年頃から始まったと言われる光防御仮説 (生理学者) と共進化仮説 (生態学者) の論争を垣間見ることとなり非常に興味深かった (Agati et al., 2021; Hughes et al., 2022; Pena-Novas and Archetti, 2020, 2021; Renner and Zohner, 2020)。光防御仮説の立場からはアントシアニンによる光防御が主たる役割であり、昆虫の忌避は副産物であるとしている。一方で、共進化仮説を唱える研究者はアントシアニンの遮光効果や抗酸化作用は認めるものの、個体内また樹種間でも赤い葉と黄色い葉に窒素回収の違いがない (実際には窒素回収に貢献するという結果と貢献しないという結果が混在する) というデータをもって、アントシアニンによる光防御の重要性を否定している。

筆者はどちらかという光防御仮説を支持している。庇陰条件で育てたハウチワカエデのポット苗を紅葉期に異なるタイミングで全天環境 (強光条件下) に移動することで早期落葉による光阻害を想定した実験をおこなった結果、窒素回収を盛んに行っている時に光阻害 (活性酸素による障害) が生じた場合には窒素回収に悪影響が出ることが示された (Kitao et al., 2022)。このことは、光阻害の回避が窒素回収を滞りなく遂行するために必須であることを示唆している。

光阻害という言葉は、狭義には長時間持続する光合成活性の低下と定義されるが、広い意味では、光合成での光エネルギー消費に対する過剰な光供給による活性酸素の発生とそれに伴う光酸化障害も含む。植物は光阻害を回避するために幾重もの防御機構を備えている。よく知られているのはキサントフィルサイクルが関わるアンテナクロロフィルでの熱放散であるが、光合成の電子伝達自体もエネルギーの消費という側面から重要であり、クロロフィル量の減少や葉緑体の移動も吸収する光エネルギーの低減に貢献する (Long et al., 1994)。これらの防御機構は相補的に働いており、乾燥、貧栄養、大気汚染などのストレスがかかった際には、様々な防御機構の協調によって光阻害の危険性が一定範囲に収まるように制御されている (Kitao et al., 2019)。逆に言うと、光阻害が顕在化するような状況は防御機構の制御範囲を越える極端なストレスが掛かっていることを示している。

紅葉期の樹木においても、通常繰り返される秋季の季

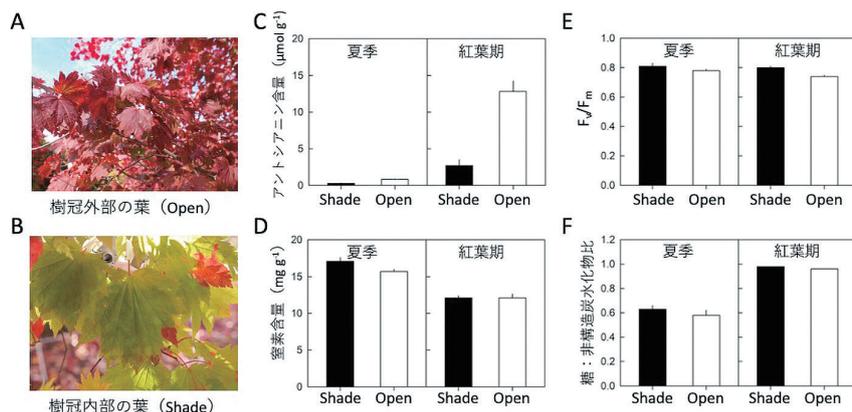


図4：ハウチワカエデ成木の樹冠外部の葉(A)と樹冠内部の葉(B)のアントシアニン含量(C)、窒素含量(D)、光化学系Ⅱ活性(F_v/F_m, E)および糖：非構造炭水化物比(F)の季節変化。夏季は2021年8月17日、紅葉期は2021年10月22日にサンプリングした葉の測定値である。写真(A, B)は2021年10月22日に撮影した。6月から11月の期間の日平均積算日射量は樹冠外部で18.5 mol m⁻² day⁻¹、樹冠内部で1.3 mol m⁻² day⁻¹であった。非構造炭水化物量は葉の糖含量とデンプン含量の合計とした。(Kitao et al. 2024より作図)

節変化においては、紅葉、黄葉にかかわらず光阻害を回避するための防御機構が働いているはずであり、紅葉と黄葉の比較において光阻害や窒素回収の程度に違いがなくても不思議はない(図4D)。例えば、同一樹種内での紅葉、黄葉を考える際には、強い光が当たる葉(陽葉)が赤くなり、当たる光が弱い葉(陰葉)は赤が薄く黄色い葉を呈する傾向がある(図4A, B)。陽葉に集積するアントシアニンは光防御を担うが、陰葉ではそもそも当たる光が弱いためアントシアニンがなくても光阻害を受けにくい(図4C, E、*光化学系Ⅱの活性を示すF_v/F_mの低下が光阻害の指標となる)。結果として、樹冠内の光環境の違いに関わらず、同じように光阻害が進行し、窒素の回収も同じように進行することになる。樹種間での紅葉と黄葉の違いについては後ほど考察する。

5. 糖・デンプンの季節変化

「光防御仮説」と「共進化仮説」とは異なるアントシアニンの働きとして、糖を消費することで糖濃度の上昇を抑えて老化の進行を遅らせるとともに、エネルギーの消費先として光阻害を回避する役割が提唱されている(Davies et al., 2022; Landi et al., 2015; Lo Piccolo et al., 2018; Lo Piccolo and Landi, 2021)。アントシアニンの合成には糖が基質として必要なこと、さらに配糖体の形で液胞内に存在することから、アントシアニンは光合成で生じる糖の有効な消費先として考えられている。また、糖を消費すること

で光合成の流れを滞らせないだけでなく、アントシアニン合成のためにATPやNADPHを消費することで、さらなるエネルギー消費にも貢献する(Soubeyrand et al., 2018)。

筆者は糖の挙動だけではなく、秋のデンプンの挙動が紅葉にとって重要であると考えている。落葉樹では秋になるとデンプンの分解が進み、糖の濃度が上昇する(Keskitalo et al., 2005; Kim, 2019)。デンプンの分解によってもたらされる糖濃度の上昇にはエネルギー供給とともに老化の誘因となるシグナルとしての働きがあると考えられている(Kim, 2019; Ono et al., 2001; Wingler et al., 2006)。常緑針葉樹では冬季の耐凍性を高めるためにデンプンから糖への変換が生じ、冬季間はデンプン濃度がほぼゼロとなることが知られている(Larcher, 1995)。一方で、冬季の休眠状態から回復した針葉樹の葉は新しい葉を作るまでの間、光合成によって得た光合成産物をデンプンとして葉内に溜め込むため、開葉直前は年間を通してもっともデンプン含量が高くなる時期となる(Kitao et al., 2004)。デンプンは不溶性で生理機能に影響を与えないため光合成産物の貯蔵物質として有用であり、バッファー的に必要に応じた糖の供給源として様々な環境ストレスへの適応に関わっている(Thalmann and Santelia, 2017)。

ハウチワカエデの葉の糖・デンプン含量の季節変化を調べた結果では、10月初旬からデンプン量の低下が見られ、アントシアニンの集積が進み紅葉化する10月下旬にはデンプン量はほぼゼロになることが明らかとなった。一方で、糖については10月初旬より上昇を始めるが、アント

シアニンの集積が顕在化する10月下旬には若干の低下が見られた。結果として、糖の非構造炭水化物(糖+デンプン)に対する比率(糖:非構造炭水化物比)は10月下旬にはほぼ1となり、糖ばかりが存在する状態となっていた(図4F)。糖・デンプン含量の絶対値は光環境により顕著な違いがあるが(日当たりのよい葉の方が糖・デンプン量が多い傾向)、秋季における糖:非構造炭水化物比の季節変化は、樹冠内の光環境によらず同じ傾向を示した。また、対象としたハウチワカエデ成木で2020年と2021年で同じタイミングで上昇が見られただけでなく、異なる光環境で生育したハウチワカエデのポット苗でも同じタイミングで糖:非構造炭水化物比が紅葉期に上昇していくことが明らかとなった。さらに、遺伝子発現解析の結果、光環境の異なる樹冠外部と内部の葉で同じタイミングでデンプン分解に関連する酵素の遺伝子発現量が増加し、合成に関わる酵素の遺伝子発現量が低下することが明らかとなった。以上のことから、デンプン合成の停止と分解の促進は光環境にかかわらず、季節的に厳密に制御された生理反応と考えることができる。

樹冠外部の日がよく当たる葉では、デンプン合成が抑えられた状態でも光合成による糖の生成とATPやNADPHなどの化学エネルギー物質の生成は続くため、デンプンの代替物質としてアントシアニン合成が促進されたと考えられる。一方で、日当たりの悪い樹冠内部では糖の生成とATPやNADPHの生成速度が遅いため、顕著なアントシアニンの集積は見られなかったと考えられる。前述のノルウェーカエデで観察された季節によるアントシアニン集積部位の違いは(Merzlyak et al., 2008)、若い葉では表皮細胞に集積して遮光効果を発揮し、老化した葉では光合成を盛んに行う柵状組織でデンプンの代替としてアントシアニンの集積が見られたと考えるとつじつまが合う。アントシアニンは遮光、抗酸化、デンプンの代替などの複数の機能を持ち、それぞれが状況に応じて相補的に働いていると考えるのが妥当であろう。

6. フラボノイドの役割

秋季のデンプンの合成停止と分解促進による糖への転換は紅葉か黄葉かにかかわらず生じており、落葉広葉樹の窒素回収のためのエネルギー供給と老化の誘因となるシグナルの役割を担っていると考えられる。デンプン合成が停止することで生じる光阻害の危険性と糖濃度上昇による早期落葉に対しては、アントシアニンを合成せず葉が黄色くなる樹種でも何らかの対応が必要となるはず

である。二次代謝産物であるフラボノイド化合物にはアントシアニン、フラボノールを始めとして様々な種類があり、抗酸化作用や紫外線の低減効果によって環境ストレスに対する植物の防御機能に関与すると考えられてきた(Agati et al., 2024)。一方で、フラボノイド化合物は合成経路を共有し、配糖体の形で液胞内に遍在することから、アントシアニン以外のフラボノイド化合物も糖濃度調節や光阻害回避の機能を有すると予想される(Hernández and Van Breusegem, 2010)。例えば、フラボノイド化合物の一種であるフラボノールは白から淡黄色の色素であり、クロロフィルやカロテノイドの色に隠れてしまうため葉色に対する影響はほとんどない。一方で、フラボノールについては葉の老化に伴い増加する傾向がSilver birch (*Betula pendula*) やブドウ (*Vitis vinifera* L.) において報告されている(Bouderias et al., 2020; Mattila et al., 2018, 2021)。紅葉と黄葉の違いにかかわらずフラボノイド化合物がデンプンの代替として働いているのであれば、紅葉する樹種(アントシアニン合成)と黄葉する樹種(例えばフラボノール合成)を比較した際にアントシアニンの光防御作用、特に窒素回収への貢献が顕在化しなかったとしても不思議ではない。以上を踏まえて、筆者は落葉広葉樹すべてに共通するフラボノイドの機能として「デンプン合成停止後の余剰エネルギー消費のための代替経路の確保と糖濃度の抑制」が存在すると考えている。この仮説を検証するために、様々な落葉広葉樹を対象としてアントシアニンとフラボノールをはじめとするフラボノイド化合物の量的評価をおこなうことが今後の研究課題である。

謝辞

本稿は、JSPS科研費JP20H03036, JP20H03017, JP23H02262, JP24K01806の助成を受けて実施した研究成果の一部を取りまとめたものです。また、本稿執筆の貴重な機会を与えていただいた北海道大学低温科学研究所の田中亮一教授に心から感謝申し上げます。

参考文献

- Agati, G., Brunetti, C., Fini, A., Gori, A., Guidi, L., Landi, M., et al. (2020) Are flavonoids effective antioxidants in plants? Twenty years of our investigation. *Antioxidants*. 9: 1098.
- Agati, G., Brunetti, C., dos Santos Nascimento, L.B., Gori, A., Lo Piccolo, E., and Tattini, M. (2024) Antioxidants by nature: an ancient feature at the heart of flavonoids?

- multifunctionality. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.20195>.
- Agati, G., Guidi, L., Landi, M., and Tattini, M. (2021) Anthocyanins in photoprotection: knowing the actors in play to solve this complex ecophysiological issue. *New Phytologist*. 232: 2228–2235.
- Archetti, M., Döring, T.F., Hagen, S.B., Hughes, N.M., Leather, S.R., Lee, D.W., et al. (2009) Unravelling the evolution of autumn colours: an interdisciplinary approach. *Trends in Ecology and Evolution*. 24: 166–173.
- Bouderias, S., Teszlák, P., Jakab, G., and Kőrösi, L. (2020) Age- and season-dependent pattern of flavonol glycosides in Cabernet Sauvignon grapevine leaves. *Sci Rep*. 10: 14241.
- Davies, K.M., Landi, M., van Klink, J.W., Schwinn, K.E., Brummell, D.A., Albert, N.W., et al. (2022) Evolution and function of red pigmentation in land plants. *Annals of Botany*. 130: 613–636.
- Hernández, I., and Van Breusegem, F. (2010) Opinion on the possible role of flavonoids as energy escape valves: Novel tools for nature's Swiss army knife? *Plant Science*. 179: 297–301.
- Hughes, N.M., George, C.O., Gumpman, C.B., and Neufeld, H.S. (2022) Coevolution and photoprotection as complementary hypotheses for autumn leaf reddening: a nutrient-centered perspective. *New Phytologist*. 233: 22–29.
- Iwashina, T., and Murai, Y. (2008) Quantitative variation of anthocyanins and other flavonoids in autumn leaves of *Acer palmatum*. *Bull Natl Mus Nat Sci, Ser B*. 34: 53–62.
- Keskitalo, J., Bergquist, G., Gardeström, P., and Jansson, S. (2005) A cellular timetable of autumn senescence. *Plant Physiology*. 139: 1635–1648.
- Kim, J. (2019) Sugar metabolism as input signals and fuel for leaf senescence. *Genes Genom*. 41: 737–746.
- Kitao, M., Qu, L., Koike, T., Tobita, H., and Maruyama, Y. (2004) Increased susceptibility to photoinhibition in pre-existing needles experiencing low temperature at spring budbreak in Sakhalin spruce (*Picea glehnii*) seedlings. *Physiologia Plantarum*. 122: 226–232.
- Kitao, M., Tobita, H., Kitaoka, S., Harayama, H., Yazaki, K., Komatsu, M., et al. (2019) Light energy partitioning under various environmental stresses combined with elevated CO₂ in three deciduous broadleaf tree species in Japan. *Climate*. 7: 79.
- Kitao, M., Yazaki, K., Tobita, H., Agathokleous, E., Kishimoto, J., Takabayashi, A., et al. (2022) Exposure to strong irradiance exacerbates photoinhibition and suppresses N resorption during leaf senescence in shade-grown seedlings of fullmoon maple (*Acer japonicum*). *Frontiers in Plant Science*. 13: 1006413.
- Kitao, M., Yazaki, K., Tobita, H., Agathokleous, E., Kishimoto, J., Takabayashi, A., et al. (2024) Anthocyanins act as a sugar-buffer and an alternative electron sink in response to starch depletion during leaf senescence: a case study on a typical anthocyanic tree species, *Acer japonicum*. *Journal of Experimental Botany*. 75: 3521–3541.
- Landi, M., Tattini, M., and Gould, K.S. (2015) Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environmental and Experimental Botany., Functional roles of secondary metabolites in plant-environment interactions* 119: 4–17.
- Larcher, W. (1995) *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, 3rd edition. ed. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Lo Piccolo, E., and Landi, M. (2021) Red-leafed species for urban “greening” in the age of global climate change. *Journal of Forestry Research*. 32: 151–159.
- Lo Piccolo, E., Landi, M., Pellegrini, E., Agati, G., Giordano, C., Giordani, T., et al. (2018) Multiple consequences induced by epidermally-located anthocyanins in young, mature and senescent leaves of *Prunus*. *Frontiers in Plant Science*. 9: 917.
- Long, S.P., Humphries, S., and Falkowski, P.G. (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 45: 633–662.
- Mattila, H., Sotoudehnia, P., Kuuslampi, T., Stracke, R., Mishra, K.B., and Tyystjärvi, E. (2021) Singlet oxygen, flavonols and photoinhibition in green and senescing silver birch leaves. *Trees*. 35: 1267–1282.
- Mattila, H., Valev, D., Havurinne, V., Khorobrykh, S., Virtanen, O., Antinluoma, M., et al. (2018) Degradation of chlorophyll and synthesis of flavonols during autumn senescence—the story told by individual leaves. *AoB PLANTS*. 10.
- Merzlyak, M.N., Chivkunova, O.B., Solovchenko, A.E., and Naqvi, K.R. (2008) Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. *Journal of Experimental Botany*. 59: 3903–3911.
- Murakami, P.F., Schaberg, P.G., and Shane, J.B. (2008) Stem girdling manipulates leaf sugar concentrations and anthocyanin expression in sugar maple trees during autumn. *Tree Physiology*. 28: 1467–1473.

- Ono, K., Nishi, Y., Watanabe, A., and Terashima, I. (2001) Possible mechanisms of adaptive leaf senescence. *Plant Biology*. 3: 234–243.
- Pena-Novas, I., and Archetti, M. (2020) Biogeography and evidence for adaptive explanations of autumn colors. *New Phytologist*. 228: 809–813.
- Pena-Novas, I., and Archetti, M. (2021) Missing evidence for the photoprotection hypothesis of autumn colours. *New Phytologist*. 232: 2236–2237.
- Renner, S.S., and Zohner, C.M. (2019) The occurrence of red and yellow autumn leaves explained by regional differences in insolation and temperature. *New Phytologist*. 224: 1464–1471.
- Renner, S.S., and Zohner, C.M. (2020) Further analysis of 1532 deciduous woody species from North America, Europe, and Asia supports continental-scale differences in red autumn colouration. *New Phytologist*. 228: 814–815.
- Schaberg, P.G., Murakami, P.F., Turner, M.R., Heitz, H.K., Hawley, G.J. (2008) Association of red coloration with senescence of sugar maple leaves in autumn. *Trees*. 22: 573–578.
- Schaberg, P.G., Murakami, P.F., Butnor, J.R., and Hawley, G.J. (2017) Experimental branch cooling increases foliar sugar and anthocyanin concentrations in sugar maple at the end of the growing season. *Canadian Journal of Forest Research*. 47: 696–701.
- Soubeyrand, E., Colombié, S., Beauvoit, B., Dai, Z., Cluzet, S., Hilbert, G., et al. (2018) Constraint-based modeling highlights cell energy, redox status and α -ketoglutarate availability as metabolic drivers for anthocyanin accumulation in grape cells under nitrogen limitation. *Frontiers in Plant Science*. 9: 421. doi: 10.3389/fpls.2018.00421.
- Tattini, M., Landi, M., Brunetti, C., Giordano, C., Remorini, D., Gould, K.S., et al. (2014) Epidermal coumaroyl anthocyanins protect sweet basil against excess light stress: multiple consequences of light attenuation. *Physiologia Plantarum*. 152: 585–598.
- Thalmann, M., and Santelia, D. (2017) Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist*. 214: 943–951.
- Wingler, A., Purdy, S., MacLean, J.A., and Pourtau, N. (2006) The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence. *Journal of Experimental Botany*. 57: 391–399.