

「樹木の虫害への備え—被食防衛の視点—」

小池孝良（北海道大学・農学研究院研究員）

【要旨】

一見、虫に食われっぱなしに見える樹木を含む植物は、さまざまな天敵の助けを利用しながら、自ら、さまざま被食防衛を行っている。針葉樹のヤニはよく知られた防御物質であるが、広葉樹では苦みは、被食防衛に役立つタンニン類である。常に高いレベルの防御を生化学的には維持できないので、虫に食われると防御を高めるなど、食害に備えた体制を持っている。最近、北海道にも注視されてきた、踏圧に注関連した、ニレ立枯病の問題と、カシ・ナラ類萎凋病（通称ナラ枯れ）の話も述べたい。

【キーワード】

光合成、環境変動(CO₂、窒素沈着、オゾン)、被食防衛、北海道の病害(ナラ枯れ、ニレ立枯病)

1. はじめに

銘木とされたマツが次々に枯れて、海岸林のクロマツも植えては枯れて行く中で、転勤先の東京農工大・本館脇のマツは、「府中市の銘木になっているので、



図1. 東京府中の銘木

絶対に枯らしてはならない」と老教授は、幹をなでながら予防した傷跡を紹介された。樹木医制度の始まるの時であった。ながらく北大・森林保護学で実習を担当された樹木医の言葉、「グリーンインフラが身近な言葉に

なって、樹木医活動の重要性は増える。」

筆者は森林保護学の講義を担当してきた。その中で樹木のもつ被食防衛機能に注目して、研究室の面々と操作実験を重ねてきた。専門としてきたことは樹木の光合成機能の評価なので、被食防衛形質＝光合成産物の視点から本稿を述べたい。

1. 樹冠の開葉・落葉のパターンと被食防衛

北国では雪解けを待ちかねるように落葉樹が芽を吹く。春は木の根元から来るというが、ブナでは、雪の中でも根元が見えると若葉が現れ、朝日があたると産毛のような“毛”が輝き春を感じる。しばらくして葉

がしっかりしてくると、虫食いが見られる。葉の養分を吸う虫や食べる虫（植食者）はトリ（天敵）によって除かれる。“緑”は天敵が護っていると考えられてきた（トップダウン制御）。

道路の法面のハンノキ類では、順次葉を出す、6月頃から葉が食べられて枯れたのかと思うほどになる。また、街路樹のシラカンバでは足下に虫の糞が見られる。一方、ブナやカエデ類は葉を一斉に出すが、葉がなくなるような食べられ方は珍しい（ブナでは時々丸裸になる）。葉の虫による食われやすさと葉の出し方には関係がある。シラカンバなどは、一斉に葉を出すカエデより、喰われやすい。概して順次葉を出す樹種には、さまざまな植食者（広食者）が依存している。一方、一斉に葉を出すタイプの樹種では、典型例はブナオアシャチホコに見られるが、食草の防御能力を打破した狭食者によって、独占的に食べられる。

今ではすっかり北海道の樹木のようになっている落葉針葉樹のカラマツは、時々、丸裸になって、その時

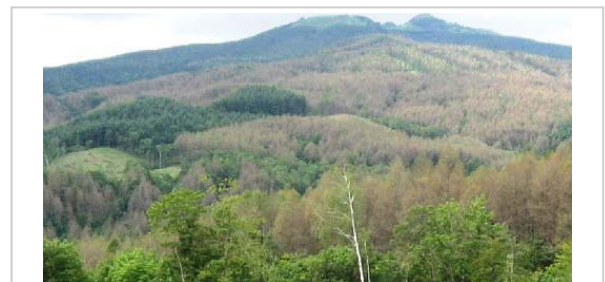


図2. カラマツ人工林への虫害の様子(8月上旬)
(写真提供：北海道胆振総合振興局)

は住民の関心を引く（図2）。しかし、長枝が伸びて一見すると回復するが年輪には跡が残る。北海道へ導入された樹種のため、喰う喰われる関係が未発達で、“食い尽くし”の生じる可能性がある。一方、郷土種では植食者との“共存”の関係の出来ていることが多い。

しかし、詳しく観察すると、植食者である昆虫とそれらの幼虫の挙動からは、植物が喰われっぱなしでは無いことが解る（ボトムアップ制御）。このような植物側の防御は農作物では詳しく調べられているが、緑地保全の視点から樹木にも注目する。

2. 樹木の被食防衛の仕方

植物は自ら動き回ることはない(固着性)ので、病虫害に対しても巧妙な備えをしている。特に防御形質によって光合成器官を守っている。例えば、葉を固くする、毛状体(トリコーム)やトゲで護るといった物理的防御、毒を持つ、蛾の幼虫などの植食者の消化を妨げる、虫の嫌いな匂いを出す、などの化学的防御、虫の食害を避けるように出葉のタイミングを変える、などのフェノロジー

(生物季節)調節もある。少し事例を紹介したい。

カンバ類は北国のシンボルだが、開葉時には日光に葉の毛(毛状体:トリコーム)がキラキラ輝やく(図3B)。この毛によって喰われにくくする、植食者を歩きにくく

し、それを食べてくれる鳥などの天敵に見つけてもらいやすくする、ハマナスのように毛状体先端に毒袋を付れたり、粘着質の物質を備える樹種もいる。作物ではキャベツの例のように微量で効く化学物質で防御する(質的防御)例が多い。しかし、昆虫らの適応力の進化は速く、解毒能力が獲得されてしまう。一方、生育に長期間のかかる樹木では、消化不良を起こすような物質で身を守ることが多い(量的防御)。解毒能力を獲得した虫は、独占的にある樹種を餌として確保できるので、スペシャリスト(≒狭食者)と呼ばれる。なお、虫の和名は宿主名と形態・行動の組み合わせが多く、例えば、ハンノキを主に食べる種は、ハンノキハムシ(ハンノキ+ハムシ)と名付けられている。

針葉樹では、虫食いに対してヤニが主な防御物質である。しかし、広葉樹では防御の仕方は違う。実は広葉樹では(タンニン等の)防御と成長(=リグニン生産:葉の強度増)は、もともになる物質が同じ物質(フェニール・アラニン)なので、“成長も防御もしっかり!”という訳にはならない。このため常に防御する(恒常的防御)のではなく、喰われて初めて防御物質を作りだす「誘導防御」がある。植食者の唾液に反応して化学防御物質が

針葉樹では、虫食いに対してヤニが主な防御物質である。しかし、広葉樹では防御の仕方は違う。実は広葉樹では(タンニン等の)防御と成長(=リグニン生産:葉の強度増)は、もともになる物質が同じ物質(フェニール・アラニン)なので、“成長も防御もしっかり!”という訳にはならない。このため常に防御する(恒常的防御)のではなく、喰われて初めて防御物質を作りだす「誘導防御」がある。植食者の唾液に反応して化学防御物質が

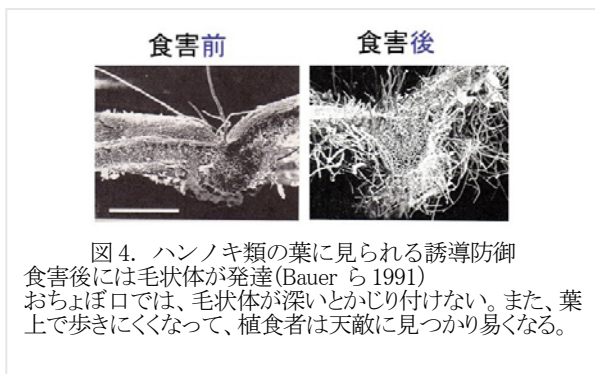


図4. ハンノキ類の葉に見られる誘導防御
食害後には毛状体が発達(Bauer ら1991)
おちよぼ口では、毛状体が深いとかじり付けない。また、葉上で歩きにくくなって、植食者は天敵に見つかり易くなる。

誘導されるだけでなく、植食者の唾液に反応して化学防御物質が誘導されるだけでなく、ハンノキの間では葉のトリコームが増えることもある(図4)。なお、ケムシの毛も、捕食者(オサムシ)などへの防御形質として機能している。特にコマユハチのような寄生蜂の産卵を回避する力があるという。“裸”のイモムシが全てケムシにならないのは、脱皮などの“コスト”と考えられる。

ところで、葉の緑は葉緑素(クロロフィル)の色である。光を集め光合成反応中心に運ぶ働きをする。2015年に発表されたのは、虫が食うと葉に含まれる酵素の働きで葉緑素が、虫の消化不良を引き起こすクロロフィリドに変わる。その作用はあまり強力ではないが、大量に存在する物質なので、虫害拡大を抑制できる。

従来、葉の化学的防御を定量するために、すり潰して葉中の濃度を見てきた。しかし、上述の様に、防御物質には限りがあるので、虫に喰われないようには樹体全体の防御能を上げることはできない。そこで、解剖切片を作成し組織化学的な分析を行った。

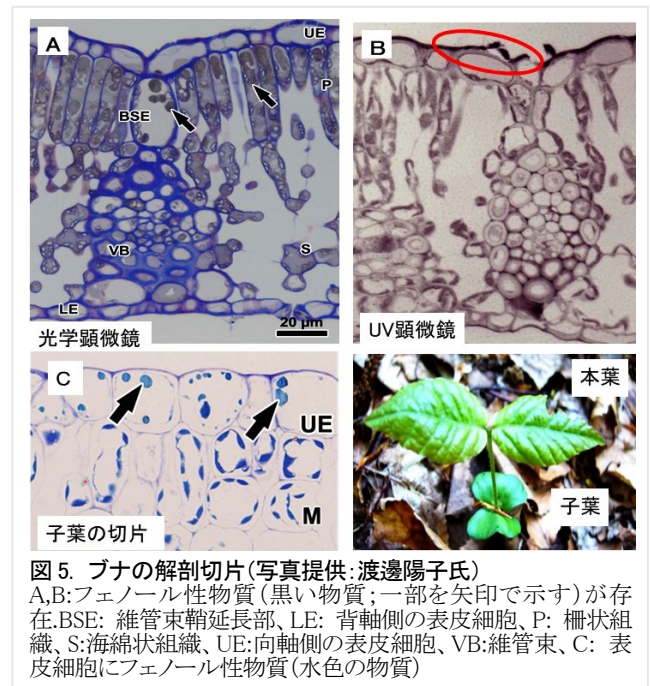


図5. ブナの解剖切片(写真提供:渡邊陽子氏)
A,B:フェニール性物質(黒い物質;一部を矢印で示す)が存在。BSE: 維管束鞘延長部、LE: 背軸側の表皮細胞、P: 柵状組織、S: 海綿状組織、UE: 向軸側の表皮細胞、VB: 維管束、C: 表皮細胞にフェニール性物質(水色の物質)

樹木解剖学の研究者によってフェニール成分を検出できる紫外線(UV)顕微鏡と染色液を組み合わせると、ブナの葉の柵状組織、維管束(養水分の運搬場所)の周辺に防御物質タンニン類が集積していた(図5)。この例は大きな個体の陽葉(図5A)である。一方、芽生えの葉では表皮細胞に集積していた。ブナでは子葉に蓄えられた養分によって初期成長をする。そこで、子葉の表面から植食者が入ってこないように葉の表面をまづくして植食者の侵入に備えている。なお、葉の内部に入り込んで、主に柵状組織を食べる虫はマイナー(炭鉱員の意味)と呼ばれ、「お絵かき虫」として知られている。

葉の中で食べるので天敵には狙われにくい。

シラカンバの春に一斉に出てくる葉(春葉)では、トリコムが高密度でフェノール類の量も多く“絶対喰われない!”という、この種の“意志”を感じる。個体としての旺盛な成長は、春葉の稼ぎで展開する夏葉の生産に依存するため、春葉の防御水準は高い。一方、夏葉の防御力は春葉の半分程度である。このように、生物季節に応じた防御が備わっている(最適防御説)。個葉の寿命の短い樹種は防御能力が低く、長い種では高い傾向がある。ただ、この傾向は環境によっても変化する。栄養状態の悪い場所に生育する植物葉では、食べられると葉が再生しにくいいため、防御の高い傾向がある(炭素・養分均衡仮説;CNB)。発達段階に注目すると成長初期では、総生産量のうち防御に回す割合が多いが、大きくなると利用できる光合成生産物を防御より成長に回すことができる資源が増える(成長・発達均衡仮説;GDB)。

3. 生態系の免疫機能

植物は喰われると青葉アルコールという青臭い匂いを出す。この揮発性成分は近くに生育する同じ種類の植物に伝わって、シラカンバでは、虫に食われていない近所の個体でも防御レベルを上げる。樹木では知られていないようだが、マメの一種では葉を食害するナミハダニを食べるチリカブリダニ(生物農薬として利用)を植物が呼び寄せ、食害をある程度回避している。これは、「生態系レベルでの免疫機構」として認識されている。

沖縄には自生しているオオバギの一種、マカラング属の灌木がボルネオ島には各種生育している。その中にはアリを住まわせて、食葉する虫を追い払う樹種が存在する(その種は防御物質をあまり作らず、その分、光合成産物を成長に回す)。アリの役割を確かめるために、アリを駆除する薬剤を処理すると葉が喰われた。蝶のミドリシジミの一種の幼虫は、甘露を与えるので、アリは食害を見逃した。

4. 環境変化の影響

北国でも大都市ではヒートアイランドが顕在化し、北大・札幌キャンパスにも涼を提供する機能に期待が集まっている。樹林地の剪定を行う際、日陰になっていた部分が急に明るい環境に晒されると日焼け(=強光阻害)を生じ、樹体が弱る原因になる。樹体の活力を向上させることが必須である。ハルニレ、シラカンバなどの緑化樹の役割を環境変化の視点から眺めてみよう。

“環境変動の主体”を見ると、公害とされた光化学スモッグ(主体はオゾン)、酸性雨(窒素沈着)、そして二酸化炭素(CO₂)の温室効果(CO₂は熱線を吸収し温暖

化させる)であろう。さらに最近では、越境大気汚染や対流圏(地表付近)オゾンが問題になった。

これまでの野外での操作実験から、2, 3 紹介する。1960年頃から環境を変えた実験は行われて来たが、温室など施設園芸の延長で、病虫害管理が十分に行われて来たため、虫害への意識が小さかった。しかし、1991年から、野外での大規模操作実験が中心になり、ようやく見えてきた現象がある。

まず、開放系CO₂付加施設(FACE: Free Air CO₂ Enrichment)を利用した成果を紹介したい。北国の主な落葉樹11種を一般的な森林土(褐色森林土)と北海道でもよく見られる火山灰混合土に植えて、CO₂を、2040年頃を想定した500ppmに設定し(通常大気:当時、380ppm)樹木の成長状態を観察した。



図 5. 北海道大学・北方生物圏フィールド科学センターの開放系CO₂付加(FACE)施設(高さ5m;直径6.5m)。左下の学生さんの身長(約170cm)から大きさを想像ください。

陽樹で成長の早い樹種のシラカンバでは、付加開始後3年間は旺盛に成長した。しかし、同様の陽樹のケヤマハンノキでは、植え付け年の初めから虫害が見られ、特に貧栄養の火山灰区で顕著であった。そして4年目には枯れてしまった。貧栄養かつ高CO₂では防御力が上昇するが、食葉虫に喰われた。地下部に共生しているフランキアと呼ぶ窒素固定菌の働きが関与した。

フランキアは貧栄養で宿主のハンノキ類へ窒素を提供する代わりに、宿主から光合成産物を得る。高CO₂では、光合成が盛んになって生産される光合成産物がフランキアの活動を促進する。その結果、タンパク質のものと窒素が多く含まれる葉ができて、虫の“ご馳走”になったと思われる。生態系レベルで見られる「間接効果」の一例である。

しかし、他の樹種では、高CO₂では光合成が上昇し、防御物質が増えていた。窒素沈着が増えると、その量がやや減って、葉が柔らかくなっていた。樹種によっては反対の傾向を示すこともある。スイス・バーゼルの郊外にある雑木林の一角の大気CO₂を増加させ、約670ppmの状態に生育したコナラとサワシバ類の葉を餌にし

てマイマイガの仲間の幼虫へ食べさせた。すると高 CO₂ で育ったコナラ類の葉では、通常の大気 CO₂(380 ppm) で育った葉を餌にした場合に比べ幼虫の成長が抑制された。しかし、サワシバ類の葉では反対の結果であった。マイマイガは、サワシバの毒を解毒する力を獲得したと考えられる。おそらく、進行する高 CO₂ 環境では植物と植食者(昆虫など)との新たな関係が生まれると思われる。

最近の興味深い事例を紹介しよう。きっかけは、北海道大学札幌キャンパスの中央ローン周辺のシラカンバ並木が、真夏に茶色に変わってしまった。葉肉表面がハンノキハムシ幼虫に食べられたことが原因であった。この昆虫は道路法面に成育するケヤマハンノキやシラカンバも食べる。ところが郊外の同樹種には激害は見られない。しかし、葉に含まれる防御物質は郊外の個体の方が濃度は低い。そこで、交通量に注目した。この現象は米国ニューヨークで、ポプラ・クローンに見られた。都心から郊外に同時期に植えて成長を見たら、排ガスなどで汚染されているはずの都心での成長が良く、郊外では成長抑制が見られた。原因は、光化学スモッグの本体とされる対流圏オゾン(強力な酸化剤)が、排ガスと反応して二酸化窒素(NO₂)になって無毒化されていた。郊外へ対流する間に紫外線と反応してオゾンが生産され成長抑制に繋がっている(図5)。

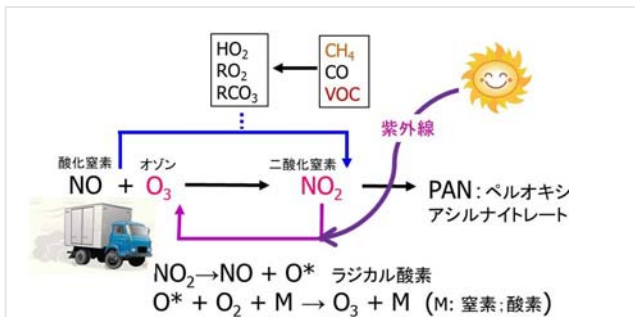


図5 対流圏オゾンの動態 (アジア大気汚染研究センターより作成)
VOC には、生物由来揮発性有機炭素(BVOC)も含まれる。

ハンノキハムシは、宿主の出す“香り”生物由来の揮発性有機物質(BVOC)を手がかりに目標を探しているようであった。花の香り物質は組み合わせて花粉媒介者達を呼び寄せている。ハンノキハムシはシラカンバ類の香り(BVOC)を頼りに“餌”になる目的の樹種を探していた。しかし、対流圏オゾンによってBVOCの構造や寿命が変化し昆虫は宿主を探し当てられなくなっている。Y字管試験法(Y字の両角部分から香りを与え、虫がどちらに誘引されるかを調べる)によって、オゾンを混入するとBVOCの“目印”効果が低下する。排ガスの働きで、都心ではオゾン毒性が緩和されている。

5. ニレ立枯病と“ナラ枯れ”の脅威

2010年頃には、世界3大病害のキクイムシが媒介するニレ立枯病が札幌にて確認された。特に北大農学部付近では顕著で、枝先が次々に枯れていった。どういう経緯で抵抗性があるはずの日本のハルニレに見られるように成ったのか、発病のトライアングル(宿主: 素因-環境: 誘因-病原: 主因が揃って初めて発病)から考えた。ただハルニレ類は北大キャンパスのようにまとまって生育するのが自然ではない。また、都心のため窒素沈着も多いため根圏が弱ってる(環境劣化)と考えた。紅葉時期を見ると葉が赤くなる老木が見られる(図6)。



図6 紅葉時期の北大札幌構内のハルニレ

この現象は光合成産物の転流が上手く進まず、紫外線と反応してアントシアンができたため、誘因として踏圧の影響も無視できない。

2020年には、ナラ・カシ類萎凋病(通称ナラ枯れ)の媒介者カシノナガキクイムシ(カシナガ)が北海道南部で確認された。カシナガの越冬温度、積雪深50cm以上(0度以下にならない)、ナラ類の自然分布を重ねて見ると、渡島半島周辺の低山では、大径のミズナラが生育する場所では、枯損が見られる可能性がある。

6. 伝えたいこと

発病のトライアングルからは、宿主となる樹木の健全性を維持し、活力を増強するために光合成が十分に行える環境を作ることによってボトムアップ機能を高めることが、重要である。

参考文献 (*: 著者割割り; tkoike@for.agr.hokudai.ac.jp)

- ・小池孝良(2016) 環境ストレスと樹林地管理 北大札幌キャンパスにおけるニレの事例, 樹木医学研究, 20: 155-160.
- ・小池孝良ら(2013) 植物の高CO₂応答: 高CO₂環境に対する落葉樹の応答, 化学と生物, 51: 559-565,
- ・小池孝良ら(2020) 木本植物の生理生態, 共立出版*
- ・小池孝良(2021) 樹木の虫害への“そなえ”, 高翔 76:34-37
- ・小池孝良・増井昇(2021) 樹林地の健全性の維持—無機環境の変化の視点から虫害発生を化学する—, ツリドクター28:1-8,
- ・小池孝良・中村誠宏・宮本敏澄(2021) 森林保護学の基礎, 農文協*.
- ・小泉匡平・鎌田直人・小池孝良(2013) 北海道にナラ枯れは発生するか—積雪深から見たカシナガの越冬可能性からの考察—, 北方林業, 65: 205-208.
- ・福田健二(2021) 樹木医学入門, 朝倉書店*