

変動環境下の樹木の虫害と回避

小池 孝良

はじめに

生物多様性国家戦略をにらんだ生物間相互作用にも注目せねばならない現象が環境変動によって健在化してきた。この様な研究成果（高CO₂環境での植物の被食防衛）について、約10年前に三木山での兵庫県生物学会総会にて話題提供させていただいた。本稿では、その後の進展を踏まえ、新しい話題を紹介したい。話題の中心は、植物は虫に黙って食われているわけではないという植物と虫の関係は、大気環境の変化に大きく左右されることである。

1. 樹木の虫食いに対する“備え”

雪解けを待ちかねるように落葉樹が芽を吹く。鳥取との境付近では美しいブナ林が見られ、雪が残っていても根元から春が訪れ、一斉に芽吹く若葉には産毛のような“毛”がついている。葉が展開を完了する頃になると5、6年間隔で虫食いが見られる。この葉を食べる虫（植食者）をついばむツバメ（天敵）などの姿は頼もしく、“緑”は天敵が護っていると思われる（トップダウン制御と呼ぶ）。

自動車道の法面のハンノキ類では順次葉を出す、札幌近郊では6月頃になると枯れたのかと思うほど葉が食べられる。また、北国では街路樹に多用されるシラカンバでも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、葉を失うような食べ方はされない（ただし、ブナでは時々丸裸になることがある）。このように虫による食われやすさと出葉の方法には貯蔵養分を介した防御法がある。シラカンバでは春葉が展開し、その後、夏葉が順次開葉するが、一斉に葉を出すカエデより食われやすい。これは、葉の寿命にも関係が深い。

東北の例であるが、日本に古来から生息してきたマツノミドリハバチの幼虫はアカマツの針葉を餌にして産卵数の1/5程度が成虫になる（図1）。一方、北米から導入されたストローブマツでは、85%以上が成虫になる。これは、次年度も激しい食害が生じることを意味し、いわば、食い尽くしが生じる。これでは両種の将来はない。しかし、郷土種のアカマツと植食者のマ

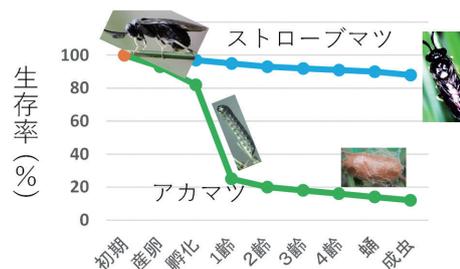


図1 マツノミドリハバチの初年度の生育過程
外来種ストローブを餌にすると高い生存率を示す。
在来のアカマツでは産卵された1/5程度が成虫になる（小池ら2021年から改作）

ツノミドリハバチには“共存”の関係が出来ている。これに対して、導入種ではこの関係が未熟であると考えられる。

菜の花畑にチョウチョは、なじみの里地の風景であるが、いろいろな虫が来て食べているわけではない。キャベツや白菜も同じである。共通しているのはアブラナの仲間、高菜の、あのピリッとした刺激は、私たちの食欲を促してくれるカラシ油の一種だが、菜の花の虫食いに対する防御物質である。つまり解毒能力を獲得した虫（狭食者）だけが食べることができる。

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、植物が食われっぱなしでは無い（ボトムアップ制御と呼ぶ）。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したい。

2. 樹木の被食防衛の仕方

植物は自ら動き回ることできない（固着性）ので、病虫害に対しても備えをしている。例えば、毛状体（トリコーム）やトゲで護る、葉を固くする、という物理的防御、毒を持つ、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葉を出す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。少し事例を見よう。

ブナやカンバ類では若葉では日光に葉の毛（毛状体：トリコーム）が輝やく。この毛によって食われにくくする、植食者を歩きにくくし、それを食べ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けたり、粘着質の物質を備える種もいる。生育に長期間かかる樹木では、タンニン等のフェノール性物質、ワックスなど消化不良を起こす物質で防御する（量的防御）。一方、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）例も多い。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る。解毒能力を獲得した虫は、独占的に樹種を餌として確保できるので、スペシャリストや狭食者と呼ばれている。なお、虫の和名は餌の植物名と形態・行動の組み合わせでつけられるものが多い。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（＝タンニン等）と成長（＝リグニン生産）は、もとなる物質が同じ前駆物質（フェニルアラニン）なので、“成長も防御もしっかり！”という訳にはいかない。このため常に防御する（恒常的防御）のではなく、食われて初めて防御物質を作り出す「誘導防御」が備わっている。約30年前にジャガイモで確認されたが、その後、多くの植物で確認された。植食者の唾液に反応して化学的防御物質が誘導されるだけでなく、ハンノキの仲間では葉のトリコームが増える（図2）。そして、カミソリでトリコームを除くとハムシ類によって再び食べられることが確認された。

葉の緑は葉緑素（クロロフィル）の色であり、光を集め光合成中心に運ぶ働きをする。最近発見されたが、虫に食べられる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、実は虫害拡大を抑制している。樹木の場合、防御物質は多くの場合タンニン等のフェノール成分である。その前駆物質は、成長を支えるリグニンの原料でもあるフェニルアラニンである。従って両方を満たすことはできない。植物解剖学の研究者によって、フェノ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

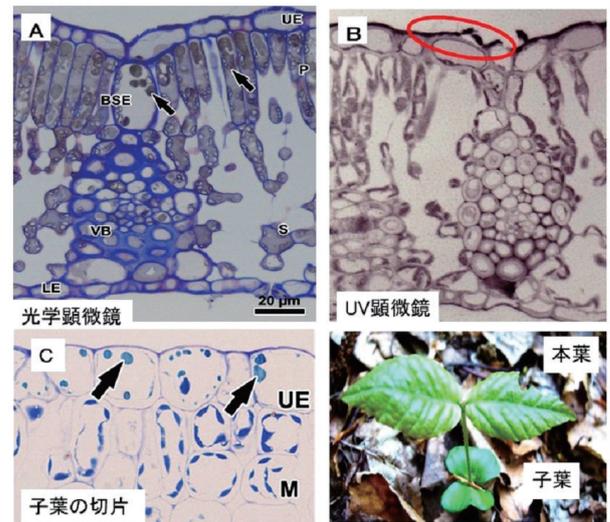


図3 ブナ葉の解剖切片（写真提供：渡邊陽子氏）
A, B：フェノール性物質（黒い物質；一部を矢印で示す）が存在。BSE：維管束鞘延長部，LE：背軸側の表皮細胞，P：柵状組織，S：海綿状組織，UE：向軸側の表皮細胞，VB：維管束，C：表皮細胞にフェノール性物質（↑部），高翔2021-07より

織、維管束（養水分の運搬場所）の周辺に防御物質が集積していることが解った（図3A, B）。これは樹高20m近い個体の光の良く当たる場所の葉（陽葉）の例である。一方、芽生えの葉（図3C, 右下）では、被食防御物質が表皮細胞に集積していた。これは、ブナ防御物質の特徴であるが、子葉の養分を蓄え、初期成長を行う。そこで、子葉に表面から植食者が入ってこないように表面近くにタンニンを集積して植食者の侵入に備えていると考えられる。ちなみに、ブナやシラカンバの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（潜り込んで食べる）と呼び、「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く、上手い食べ方だと感心する。

春に一斉に出てくるシラカンバの葉（春葉）では、トリコームが高密度でフェノール類の量も多く、“絶対食べられない！”という、この樹種の“意志”を感じる。個体としての旺盛な成長は、春葉の光合成生産で展開する夏葉の生産力に依存するため春葉の防御力は高い。一方、夏葉の防御力は春葉の約半分である。このように、生物季節に応じた防御がある（最適防御説）。一般に、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ある程度変化する。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ので、防御の高い傾向がある（炭素・養分均衡仮説；CNB）。発達に目を向けると、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、養分などの資源が増えるので光合成生産物を防御より成長に回すことができる（成長と発達分化均衡仮説；GDB）。この考え方で、CNB仮説から生まれた（図4）。



図2 ハンノキ類の食害後の毛状体とカミソリによる除去
インカナハンノキでの事例（Baurら1991から作成）

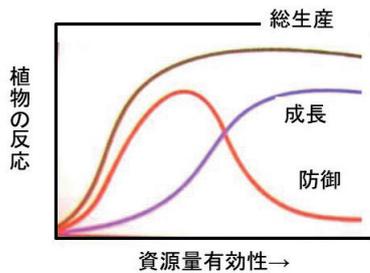


図4 成長と発達分化均衡仮説 (Herms and Matsson 1992)
植物が小さい時は、葉を食われると死ぬので防御に光合成産物を分配し、大きくなると利用できる資源が増え、成長へも分配できる。

3. 生態系の免疫機能

多くの植物は食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(塩尻2021)。樹木については、まだ、報告はないようだが、インゲンマメの仲間では、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する。これは、いわば生態系レベルでの免疫機構として認識されている(高林2007)。

沖縄に自生しているマカランガ属の灌木(オオバギの一種)が、ボルネオ島には各種生育している。茎の中にアリを住まわせて、葉を食べに来る虫を追い払う樹種が存在する。ボディガードを雇うようなやり方である。確かめるために、アリを駆除する薬剤を処理すると葉はたちまち食われた。ただ、アリは、甘露を与えてくれることから、ミドリシジミ(蝶の一種)の幼虫が葉を食べる事を見逃した。このようなアリを住まわせる種は防衛物質を作らなくて良いので、その分、光合成産物を成長に回すことができる。

それでは、これらの誘導防御や間接的防御は、普遍なのか?北国でも大都市ではヒートアイランド現象が顕在化し、市内の緑地の役割と維持に期待が集まっている。この辺を環境変化の視点から考察する。

4. 環境変化の影響

“環境変動の主体”を見ると、公害として認識され環境を激変させてきたのが、酸性雨(窒素沈着)、光化学スモッグ(主体はオゾン)、水蒸気(エストニアで研究)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)などがある。最近再注目されているのは、越境大気汚染とされる対流圏(地表付近)オゾンである。

これまで私たちが取り組んできた実験から、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、施設園芸の延長で、ガラス室などでの研究が



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)
現在は、オゾン付加施設に改修した。

中心であった。病虫害管理が十分に行われて来たため、虫害への意識がなかったのかも知れない。しかし、1991年から、野外での大規模操作実験が中心になってようやく見えてきたことがある。

まず、高CO₂の影響研究施設(FACE:顔のことでなく、開放系CO₂付加)での実験から紹介したい(図5)。生物多様性を巡る課題に注目して、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)、樹木の応答を観察した。遷移前期種であるシラカンバでは付加開始後3年間は勢いよく成長した。しかし、同様の応答を期待していたケヤマハンノキでは、初年度夏頃から虫害が見られ、特に貧栄養の火山灰区で顕著であった。そして4年目には枯れて芽を吹くことはなかった。これは、先に述べた一般的傾向とは全く異なった。貧栄養かつ高CO₂では防衛力が上昇するはずだが、虫に食われてしまった。その理由は地下部に共生しているフランキア(*Frankia* sp.)と呼ぶ窒素固定菌の働きが関与していた。

フランキアは貧栄養条件下で、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、光合成産物がフランキアの活動を促進する。その結果、タンパク質などの窒素がたっぷりの葉ができて、虫の“ご馳走”になった(炭素同位体で確認)。生態系レベルで見られる「間接効果」の1つの例と言える。なお、ハンノキ類とフランキアとの関係は複雑で、宿主が菌を、菌が宿主を探り合って共生関係を形成し、決して一方向の関係構築ではなく、耐性の幅を作っている。

しかし、多くの樹種では、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。ただ、樹種によっては反対の傾向を示すこともあった。もっと例を見よう。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の状態で生

育したナラとサワシバ類の葉をマイマイガの仲間の幼虫に餌として食べさせた。その結果、高CO₂で育ったナラの葉では、通常の 대기CO₂ (380ppm) で育った葉を餌にした場合に比べ、マイマイガの成長が抑制されていた。しかし、サワシバ類の葉では全く反対の結果であった。どちらもブナ目の樹木であるが、マイマイガはサワシバの毒を解毒し栄養に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のであろう。

最近経験した奇妙な事例を紹介したい。きっかけは、札幌都心のシラカンバ並木が、真夏に茶色に変わった時であった。茶けた原因は、葉肉表面がハンノキハムシ幼虫に食べられたためである。この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。古くはニューヨークで、ポプラ・クローンで観察された。都心から郊外に同時期に植えてポプラの成長を見たら、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からである。一方、郊外では、二酸化窒素が都心から対流によって移動し、紫外線と反応してオゾンが生産されて成長抑制に繋がっていた(図6)。

そもそもハンノキハムシは、どうやって宿主を見つけているのか?これには、先に紹介した匂い物質、生物由来の揮発性有機物質(BVOC)が関わっていた。βオシメンなど、花など香りのもと物質はそんなに沢山あるわけではなく、これらの組み合わせによって花粉媒介者達は目的の植物を見つける。

ハンノキハムシはシラカンバやハンノキ類の香り(BVOC)を頼りに“餌”になる目的の樹種を探していた(Masuiら2021)。ところが、対流圏オゾンのために、香り物質を探し当てられなくなっていることがわかって来た(小池・増井2021)。これを確認するためY字管試験法(Y字の両角部分から香りを与え、虫がど

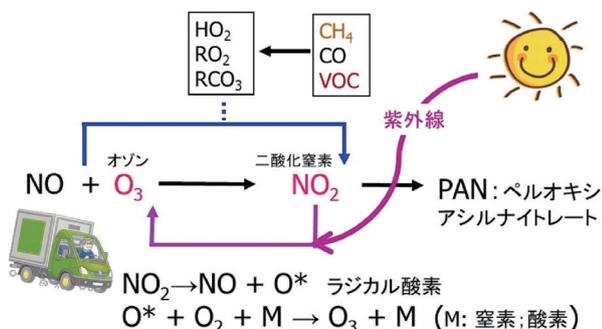


図6 排ガス・窒素酸化物、オゾンと紫外線との関係 (アジア大気汚染研究センターのHPから作成) オゾンは排ガス中の窒素酸化物と反応しNO₂となって無毒化される。

らに誘引されるかを調べる方法)を利用した。オゾンを混入するとBOVCの“目印”効果が低下する。皮肉なことに、排ガスの働きで、都心ではオゾンの作用が緩和されている。

5. まとめ

一見、虫に食われればなしに見える樹木を含む植物は、実は、トリだけではなくさまざまな天敵の助けを利用しながら、自ら、さまざまな被食防御を行っている。針葉樹のヤニは身近な防御物質であるが、植物の苦みは、被食防御に役立つタンニン類である。常に高いレベルの防御を生理生化学的には維持できないので、虫に食われてはじめて防御力を高めるなど、食害に備えた体制を持っている。オゾンは、光合成を抑制するだけではなく、環境攪乱物質としての作用がある。

謝辞

私の兵庫県生物学会の活動は、中西哲先生(神大教育)の門下であった中村日出栄先生が神出中学校の生物クラブの顧問であったことから、その存在を知ったことからはじまる。そして“太郎助カキ”のヘタ周辺の“年輪”の疑問に、室井紳先生が丁寧に答えてくださったことから生物学へ強く惹かれることになった。高校では、平畑政幸先生に進路相談、教育実習のご指導をいただき、三木山での研修会の話題提供者に呼んでくださった。その時、高CO₂環境での植物-昆虫の相互作用について紹介させていただいた。6度の転勤があったが、武田義明先生の門下生の案内が有って今に至る。こうしてみると人生の方向づけ、資格取得等等、兵庫県生物学会からの大きな恩恵をいただいていた。ますますの発展を祈念いたします。

引用文献

- BAUR, R., BINDER, S. & BENZ, G. 1991. Nonglandular leaf trichomes as short-term inducible defense of the grey alder, *Alnus incana* (L.), against the chrysomelid beetle, *Agelastica alni* L.. *Oecologia* **87**: 219-226. <https://doi.org/10.1007/BF00325259>
- HERMS, D.A. & MATSSON, W.J. 1992. The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology*, **67**: 283-335.
- 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・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-, *ツリードクター*, **28**: 1-8.
- 小池孝良. 2021. 樹木の虫害への“そなえ”, *高翔* **76**(7): 34-37.
- 小池孝良・中村誠宏・宮本敏澄. 2021. 森林保護学の基礎, 191pp. 農文協. 東京

MASUI, N., et al. 2021. Plant-insect communication in urban forests: Similarities of plant volatile compositions among tree species (host vs. non-host trees) for alder leaf beetle *Agelastica coerulea*. Environ. Res. DOI:org/10.1016/j.envres.2021.111996

塩尻かおり. 2021. 植物の香りの働きー香りが害虫や病気から守る, 収録: 小池孝良ら編著, 森林保護学の基礎, 172-173, 農文協. 東京.

高林純示. 2007. 虫と植物のネットワーク, 172pp. 東方出版, 大阪.

