

開放系大気 CO₂増加施設に植栽されたカンバ類の葉の虫害と被食防衛能

北海道大学大学院農学院

岩手大学農学部

東京農工大学大学院農学研究院

北海道大学大学院農学研究院

及川 聞多

松木 佐和子

渡辺 誠

小池 孝良

はじめに

産業革命以降、大気中の CO₂濃度は上昇しており (4)、将来の森林の生産能力の予測は重要である。森林の生産能力を決定する要素の一つに昆虫による葉の食害が挙げられる。葉の食害は森林の葉の生産量の 2~15% を占めるといわれており (7)、将来における森林の生産能力を予測する上で、高 CO₂環境が食害量に与える影響の評価が必要である。

高 CO₂環境下で昆虫の食害量に大きな影響を及ぼす要因として葉の被食防衛能力の変化が挙げられる。炭素骨格を持つ樹木の被食防衛物質は光合成産物から合成されるため、高 CO₂によって光合成が促進されると、防御物質も増加する可能性がある (1)。このような変化は昆虫の生残や成長に対してマイナスに働くため (10)、食害量の低下が予想される (5)。しかし、食害量の高 CO₂応答は樹種によって異なると考えられる。これは被食防衛能の高 CO₂への応答が樹種によって異なるためである (8)。

カンバ類は北日本の主要樹種であり、その葉の食害量の変化は森林生態系に大きな影響を及ぼすと考えられる。また同属でも種によって高 CO₂に対する被食防衛能の応答が異なる (8, 9)。また、カンバ類は異型葉型の開葉様式を持ち、春葉が展開後しばらくしてから夏葉を展開する (5)。このため、春葉と夏葉で高 CO₂に対する暴露期間が異なる。また、春葉は前年の光合成産物によって展開されるため、その被食防衛能も前年の光合成生産の影響を大きく受けると予想される。カンバ類の春葉への食害は夏葉の展開、シュート伸長に影響する (8)。このことからその年の光合成生産にも大きく影響すると考えられ、その食害の解明が必要である。

以上を踏まえて、本研究では高 CO₂環境がカンバ類の食害率に与える影響が樹種によって異なるのか、また春葉、夏葉によって異なるのか、について明らかにすることを目的とした。

材料と方法

本研究は北海道大学北方生物圏フィールド科学センター札幌研究林実験苗畑に設置された開放系大気 CO₂増加施設 (FACE) の褐色森林土壌区において行った。試験期間中の対照区の大気 CO₂濃度は約 385ppm だった。一方、FACE 施設の CO₂濃度は約 500ppm に設定した。これは 2040 年ごろを想定した値である。観察は 2011 年 6 月下

旬に行った。供試樹木は 3 年生のダケカンバ (*Betula ermanii*)、ウダイカンバ (*Betula maximowicziana*)、シラカンバ (*Betula platyphylla* var. *japonica*) で、2010 年に植栽され (植栽時は 2 年生)、CO₂暴露は 2 年目であった。

測定項目は後述する個葉の食害率と総フェノール量である。総フェノール量は被食防衛物質の指標となる。食害率の測定にあたって、まず 1 個体につき 1 本シュートを選択した。選んだシュートの完全展開葉を全てデジタルカメラで撮影した。その後、画像解析ソフト (LIA32, 山本一清作製) を用いて葉ごとに葉面積と食害面積を推定し個葉ごとに (食害面積/総葉面積) × 100 を食害率 (%) として算出した。総フェノール量の測定に用いた葉は食害率測定木の測定シュートと近い条件のシュートの春葉及び先端から数えて 3~5 枚目の夏葉を採取した。測定は Folin-Ciocalteu 法によって行った。

統計解析は CO₂処理の有無と春葉、夏葉の二元配置分散分析を行った。有意水準は 10% 以下とした。統計ソフトは SPSS12.0 を用いた。食害率のデータは統計処理前に (11) の方法で対数変換した。

結果

6 月下旬の調査地においてダケカンバとシラカンバの食害はハンノキハムシ (*Agelastica coerulea*) の成虫によるものが最も多かった。これに対して、ウダイカンバでは鱗翅目昆虫の幼虫が主な食害昆虫だった。

ダケカンバの食害率は有意ではなかったが、夏葉において高 CO₂区で増加傾向を示した。一方、ウダイカンバの食害率は春葉、夏葉とも高 CO₂区で有意に低下した。シラカンバの食害率は CO₂処理と春葉、夏葉の交互作用が検出され、春葉の食害率が高 CO₂区で低下した (図-1, 表-1)。

ダケカンバの総フェノール量は CO₂処理と春葉、夏葉の交互作用が検出され、春葉では対照区で高い値を示したのに対して、夏葉では高 CO₂区で高い傾向がみられた。ウダイカンバでは春葉、夏葉ともに高 CO₂区で有意に増加した。シラカンバでは春葉、夏葉ともに CO₂処理の有意な影響は見られなかった (図-2, 表-2)。

考察

ダケカンバの春葉は総フェノール量が対照区で増加した。この原因は前年の食害による誘導防御がダケカンバで働いたと考えられる。誘導防御とは食害を受けた後に

被食防衛能を高める植物の反応である。実際に本研究の前年の 2010 年には対照区で食害が多い傾向が観察されており、その食害に対する誘導防御が起こり対照区で総フェノール量が高くなったと考えられる。

ダケカンバの夏葉では高 CO₂ 区で総フェノール量が増加する傾向がみられたが、食害率も増加する傾向がみられた。ダケカンバの主な食害昆虫はハンノキハムシだったが、ハムシ類には葉に含まれるフェノール類の一部を餌の探索や摂食刺激物質に用いるものがある (3)。ダケカンバに含まれるフェノール類とハンノキハムシの摂食行動の関係については調べられていないが、高 CO₂ により増加したフェノール類によってハンノキハムシが誘引された可能性が示唆される。

ウダイカンバでは春葉、夏葉とも高 CO₂ 区で総フェノール量が増加し、食害率は低下した。しかし、CO₂ 処理の有無と春葉、夏葉の交互作用はみられなかった。ウダイカンバの被食防衛においてはフェノール類などによる化学物質だけでなく、トリコーム (毛状体) による物理的な防御も重要である (8)。トリコーム密度は葉の展開後に変化しない場合が多いため (1, 2), CO₂ 暴露期間の差による影響を受けないと予想される。以上のことから食害率の低下にもトリコームの増加が影響しており、春葉、夏葉で高 CO₂ の影響の違いが無かったと推測した。

シラカンバでは春葉の食害率が高 CO₂ 区で低下したが総フェノール量に CO₂ 処理による差はみられなかった。ここでの食害率の低下の原因もトリコームの増加が考えられる。シラカンバの主な食害昆虫であったハンノキハムシと同属のハムシ成虫を用いた実験ではトリコームが多い葉を餌として好まないことが報告されている (1)。

以上をまとめると、食害率と被食防衛物質に対する CO₂ の影響は樹種と春葉、夏葉で異なった。しかし、食害率は化学的な被食防衛物質だけでは説明できず、被食防衛物質の変化も暴露期間の差だけでは説明できなかった。具体的な今後の研究課題としては前年の食害と高 CO₂ の相互作用、ハンノキハムシの摂食特性、トリコームへの高 CO₂ 影響といったものの解明が挙げられる。

謝辞

本研究は日本学術振興会・科学研究費 (21114008) および若手研究 (B-2410027) の一部支援を得た。記して感謝する。

引用文献

(1) Baur R., Binder S. and Benz G. (1991) Nonglandular leaf trichomes as short-term inducible defence of the grey alder, *Alnus incana* L., against the chrysomelid beetle, *Agelastica alni* L. *Oecologia* **87** : 219-226.
 (2) Dalin P. and Björkman C. (2003) Adult beetle grazing induces willow trichome defence against subsequent larval feeding. *Oecologia* **134** : 112-118.
 (3) Fernandez P. and Hilker M. (2007) Host plant location by Chrysomelidae. *Basic and Applied Ecology* **8** : 97-116.
 (4) IPCC (2007) Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on

Climate Change. Cambridge University Press, United Kingdom and New York, NY, USA. 996 pp.
 (5) 菊沢喜八郎 (1986) 北の国の雑木林: ツリー・ウォッチング入門. 蒼樹書房, 東京, 220pp.
 (6) Knepp R. G., Hamilton J. G., Mohan J. E., Zangerl A. R., Berenbaum M. R. and DeLucia E. H. (2005) Elevated CO₂ reduces leaf damage by insect herbivores in a forest community. *New Phytologist* **167** : 207-218.
 (7) Lindroth R. L. (2010) Impacts of elevated atmospheric CO₂ and O₃ on forest: Phytochemistry, trophic interactions and ecosystem dynamics. *J. Chem. Ecol.* **36** : 2-21.
 (8) 松木佐和子 (2003) カバノキ科樹木を中心とした落葉広葉樹の被食防衛の種特性に関する研究. 北大農博士論文.
 (9) Matsuki S., Hara H., and Koike T. (2003) Comparison of Foliar Defense by Chemical Analysis and Bioassay in Betulaceae Seedling. *Proceedings IUFRO Kanazawa 2003*.
 (10) Stiling P., Moon D. C., Hunter M. D., Colson J., Rossi A. M., Graham J. H. and Drake B. D. (2003) Elevated CO₂ lowers relative and absolute herbivore density across all species of a scrub-oak forest. *Oecologia* **134** : 82-87.
 (11) 山村光司 (2002) 正しい分散分析結果を導くための変数変換法. *植物防疫* **56** : 436-441.

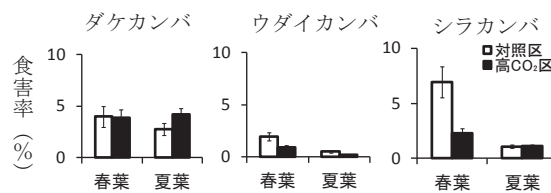


図-1 樹種と春・夏葉による食害率の違い
n=16~61, エラーバーは SE

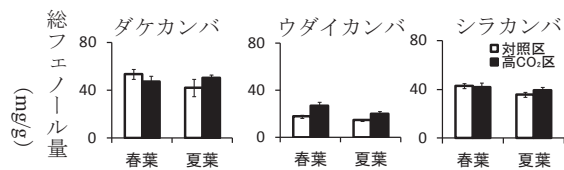


図-2 樹種と春・夏葉による総フェノール量の違い
n=8~12, エラーバーは SE

表-1 分散分析結果 (食害率)

	ダケカンバ	ウダイカンバ	シラカンバ
CO ₂	n.s.	**	***
春葉, 夏葉	n.s.	**	***
CO ₂ × 春葉, 夏葉	n.s.	n.s.	***

表-2 分散分析結果 (総フェノール量)

	ダケカンバ	ウダイカンバ	シラカンバ
CO ₂	n.s.	***	n.s.
春葉, 夏葉	n.s.	***	***
CO ₂ × 春葉, 夏葉	*	n.s.	n.s.

***: p<0.01, **: p<0.05, *: p<0.1, n.s.: 有意差なし