

ブナに対するウエツキブナハムシの被害程度と開花頻度の関係

—防御と繁殖のトレード・オフ—

山形大学農学部 ○清野陽介 小山浩正 高橋教夫

1 はじめに

森林の樹木の葉は様々な昆虫から食害を受ける（鎌田，1996；越地ら，2006；山上ら，2007）。しかし、植物は葉の様々な防御機構を発達させ食害を防いでおり、これを被食防御という。一般的な被食防御には物理的防御と化学的防御がある（ベゴンら，2003）。物理的防御は葉を堅くして食害を妨げている。化学的防御には、少量で致命的に働く質的防御物質と消化抑制効果をもつタンニンやフェノールなどの量的防御物質がある（ベゴンら，2003；Yamasaki and Kikuzawa，2003；小池，2004）。樹木の場合は、葉の寿命が草本と比較して長く、量も多いことから合成コストのかからないタンニンやフェノールなど量的防御や、葉の堅さが重要とされる（松木ら，2003）。この防御形質について、ブナ（*Fagus crenata*）でも研究がされている。

ブナは日本の温帯を代表する落葉高木であり（大場，1989）、ブナは5-7年の豊作周期をもち、開花数の年変動が大きい（寺澤ら，1995）。先述のように、ブナも昆虫から葉の食害を受けており、葉の防御と昆虫の食害に関する研究がされている。先行研究によれば、ブナは葉の表側の表皮上などに防御物質を分布させ食害を防いでいる（Yamasaki and Kikuzawa，2003）。しかし、それにも関わらず昆虫による大きな被害が森林内で確認されることが、ブナアオシャチホコ（*Quadricalcarifera punctatella*）の研究から報告されている（鎌田，1996）。また、その一つにウエツキブナハムシ（*Chujoa uetsukii*）による食害がある。

ウエツキブナハムシは甲虫目ハムシ科の昆虫でブナの葉を捕食する。幼虫、成虫ともに葉肉のみを食べ葉脈は残る。そのため、幼虫と成虫の生活時期が重なる8月下旬頃から被害が目立つ（奥田，1994）。一般的に、温帯林では食葉性昆虫の幼虫は春先の開芽時期に多数の種が一斉に出現する（正木，1974）。これは、春先の葉は柔らかく、タンニンが少ないためだと考えられる（Yamasaki and Kikuzawa，2003）。また、ブナの葉の食害は開葉直後の春先に拡大し、7月以降は樹冠下層でわずかに見られる程度との報告もある（Yamasaki and Kikuzawa，2003）。以上から、ウエツキブナハムシは被害時期が特異的な昆虫である。

このウエツキブナハムシが山形県内でも2007年頃から月山付近で大発生し、ブナの生育への影響やさらなる被害拡大が心配されている（朝日庄内森林環境保全ふれあいセンターHP）。一方で、同じく大発生をしてブナの葉を捕食するブナハバチ（*Fagineura crenativora*）は、毎年ある特定の個体を食害する傾向があり、同一地域内でも個体間で被害程度が異なる（越地ら，2006）。したがって、ウエツキブナハムシでも、大発生している林分内で被害程度が異なる可能性が考えられる。被害程度に大小の差が生じるのは何故だろうか。

被害程度に個体差が生じる理由として、防御形質に個体間で違いがあるためではないかと考えた。既存の研究から、ブナは開花など繁殖器官に大量の貯蔵物質と光合成生産物を使っている（澤田ら，2008）。一方で、光合成生産物は葉の防御にも使われている（小池，2004）。つまり、開花と防御には同じ資源が必要であると考えられる。また、ブナは豊凶性が強く、開花数の変動も大きい樹種である（寺澤ら，1995）。ブナの開花変動に関して、研究室の過去の調査結果から、ブナは開花しやすい個体と開花しにくい個体が存在し、開花回数が個体で異なることが報告されている（大山，2008）。したがって、ブナは個体によって開花に必要な資源が異なり、そのため防御に投資できる量も個々で違っていると考えられる。

以上のことから、個体毎の開花回数の多少が防御形成に影響していると考えられる。これまで植物の成長と防御については研究されてきた（Herms and Mattson, 1992）。しかし、繁殖と防御については研究されていない。そこで、本研究では開花しやすい個体は繁殖に多くの資源を投資する分、防御への投資は少なくなり、結果として被害が大きくなる（逆も同じ）という仮説をたてた。すなわち、防御と繁殖がトレード・オフの関係にあるという考えのもと、ブナの開花回数の個体差とウエツキブナハムシの被害の関係を明らかにすることを目的とした。

2 研究方法

(1) 調査地概要

調査地は山形県鶴岡市櫛引地区の樹齢約 100 年のブナ二次林（標高約 580m）（以下櫛引林分）と山形大学附属演習林の樹齢約 90 年ブナ二次林（標高約 800m）（以下谷地幅林分）で行った。両林分では、それぞれ櫛引林分で 45 個体、谷地幅林分で 30 個体の合計 75 個体に対して個体毎の開花調査が行われている。

(2) 被害度調査

2009 年のウエツキブナハムシによる被害状況を把握するために、9 月下旬から 10 月上旬に目視による被害度調査を両調査地で行った。調査対象木は林道沿いの個体からランダムに選出した。櫛引林分から 435 個体、谷地幅林分から 30 個体の合計 465 個体を選出した。この中には、過去の研究で開花調査のために用いられた 75 個体も含まれている（大山，2008；須藤，2010）。今回の被害度調査では、個体毎に樹冠を形成している葉のうち、ウエツキブナハムシによる食害の痕が見られた葉を被害葉とし、それが樹冠に占める割合を 0～10（割）の 11 段階で評価した。さらに、被害度 0 を「被害なし」、被害度 1～5 を「被害小」、被害度 6 以上を「被害大」とした。

(3) 開花回数データ

個体毎の開花回数は、過去に大山（2008）及び須藤（2010）によるデータを利用した。大山（2008）と須藤（2010）は、過去の開花履歴を調べるために雌花序痕を利用している。雌花序痕とはブナの年枝に残る開花の痕跡のことであり、数年間枝に残る（小山ら，2001）。先行研究では雌花序痕を調べるために、櫛引林分 44 個体、谷地幅林分 28 個体の合計 72 個体が林道沿いの個体から選出されている。枝の解析は大山（2008）の 1999～2006 年と須藤（2010）の 2007 年の過去 9 年間とした。

その結果、過去9年間の72個体の開花回数は、一度も開花しなかったものが7個体、1回開花が22個体、2回開花が30個体、3回開花が9個体、4回開花が1個体、5回開花が2個体、6回開花が1個体であった(大山, 2008; 須藤, 2010)。以上の結果から、「開花しなかった個体」、「1回開花した個体」、「2回開花した個体」、「3回以上開花した個体」の4段階に分類した。

(4) 防御形質解析

防御形質の測定のため2010年7月下旬に葉の採取を行った。開花回数を調べた72個体のうち、2009年のウエツキブナハムシの被害が被害なし、被害小、被害大から各3個体の合計9個体を用いた。個体の選出のために2009年までの個体毎の過去の開花回数を用いた。また、開花回数と防御の関係を調べる時、過去の開花を「開花なし」、「開花少ない」、「開花多い」の3段階に分類した。開花なしは過去に「開花しなかった個体」、開花少ないは「1, 2回開花個体」、開花多いは「3回以上開花個体」とした。

防御形質の項目として、化学的防御の①縮合タンニン、②総フェノール、物理的防御の③葉の堅さ(LMA)の測定を行った。解析を行うため、採取した枝をすぐに研究室に持ち帰り、各枝から3枚の葉をランダムに選択し、各葉から直径6mmのリーフパンチを用いてディスクを打ち抜き、ディスクは枝ごとにまとめて80℃で2日間乾燥させた。ディスクを打ち抜いた後の葉は枝ごとに封筒に入れ、岩手大学に郵送し乾燥を行った。乾燥後のディスクを用いて、単位面積当たりの乾燥重量(LMA)を測定した。その後、岩手大学の施設を利用し化学的防御の測定を行った。ディスクを打ち抜いた後の葉をミル粉碎し化学分析に用いた。縮合タンニンには塩酸ブタノール法、総フェノールにはFolin-Ciocalteu法を用いた(松木ら, 2003)。

3 結果及び考察

(1) ウエツキブナハムシによる被害の実態

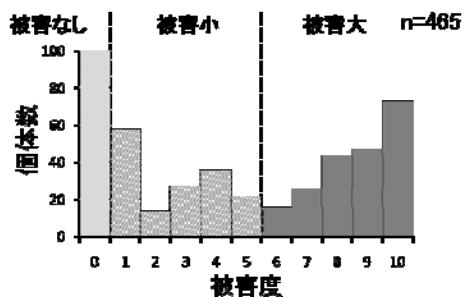


図1. 被害度ごとの個体数

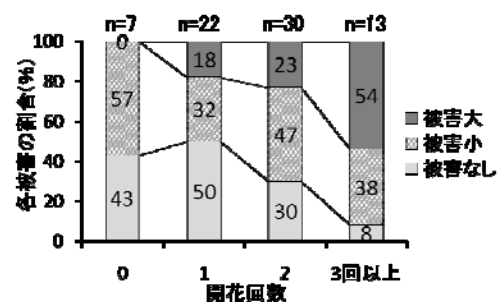


図2. 過去の開花回数と被害度の関係

ウエツキブナハムシによる被害は、全く被害を受けていない個体と全ての葉が被害を受けていた個体が最も多く、被害が二極化しており、中には被害木の隣に被害のない個体もあり、被害程度は個体間で異なっていた(図1)。同じブナでも個体間で被害に偏りがあることから、ブナハバチと同様にある特定の個体を選択し食害する傾向が示された(越地ら, 2006)。このことから、被害を受けやすい個体と被害を受けにくい個体が存在することがわかった。

各個体の開花回数と 2009 年の被害度との関係を図 2 に示す。全体的な傾向として、開花回数が多いほど被害が大きくなる傾向が示された。例えば、開花しなかった個体は、被害大が 0%であったのに対して、3 回以上開花した個体では、被害大が 54%と半分以上を占めており、被害小の 38%と合わせると 9 割以上が被害を受けていた。逆に、被害なしは開花しなかった個体で多く存在した。したがって、ウエツキブナハムシは開花頻度の高い個体を選択的に摂食していた。これは、開花しやすい個体は開花に多くの資源を必要とする分、防御には投資できないため被害が大きくなったと考えられる。つまり、防御と繁殖の間にトレード・オフの関係があるためだと考えられる。

(2) 防御と開花の関係

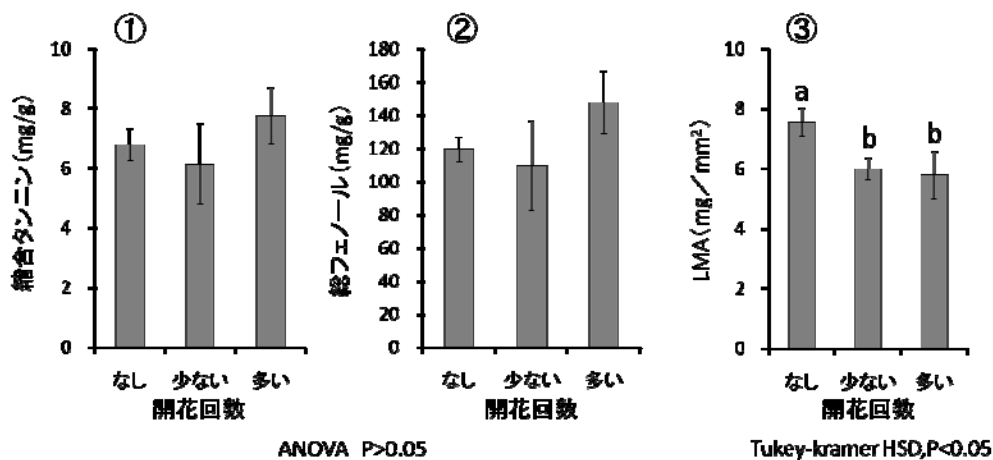


図 3. 開花回数ごとの防御形質

ブナの開花回数と防御形質の関係について、化学的防御の縮合タンニンと総フェノールに関しては、開花回数の違いによって含まれる防御物質の量に有意な差は得られず (ANOVA, $p > 0.05$)、予想していた開花回数が多い個体ほど物質が強くなるような明確な傾向はみられなかった (図 3. ①, ②)。したがって、化学的防御では防御と繁殖の間にはトレード・オフの関係は確認されなかった。一方で、物理的防御である葉の堅さ (LMA) は、開花しなかった個体と開花した個体の間で有意な差が得られ (Tukey-Kramer HSD, $p < 0.05$)、開花しなかった個体は葉が堅いという結果になった (図 3. ③)。このことから、葉の堅さについては、防御と繁殖のトレード・オフの関係によって、被害に違いが生じている傾向を示した。以上の結果をまとめると、開花回数が少ない個体ほど被害が小さく、多い個体ほど被害が大きいうという結果から、開花が少ない個体は繁殖へ投資する資源が少ないため、防御へより多くの資源を回すことが出来るので、被害が小さくなったと考えられる。逆に、開花の多い個体は繁殖の投資が多いため、その分防御のための資源投資が少なくなり、被害が大きくなったと考えられる。具体的な防御の性質としては、開花の少ない個体は葉をより堅くすることによって食害を回避すると考えられるが、化学的防御をより多く生産しているわけではないと推察された。

(3) 今後の課題及び可能性

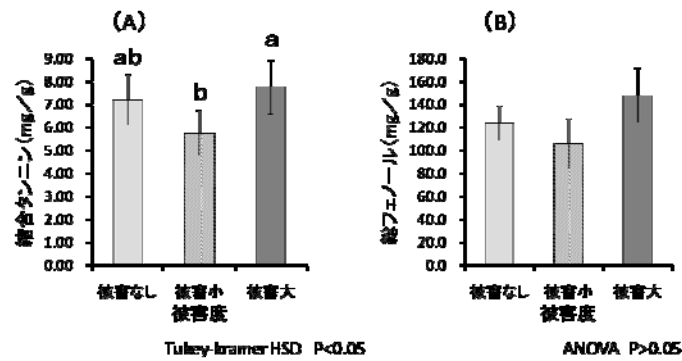


図4. 2009年の被害と2010年の化学的防御の関係

今回の結果から、防御と繁殖のトレード・オフはブナの葉の防御のうち葉の堅さで開花との関係が示された。一方、化学的防御には明確な傾向はなかった。しかし、2009年の被害の結果と2010年の化学的防御の結果から、被害大の個体で縮合タンニン量が多かった（図4. A; Tukey - Kramer HSD, $p < 0.05$ ）。また、総フェノールも統計的な有意差はなかったが（ANOVA, $p > 0.05$ ）、被害大の個体で総フェノール量が多い傾向であった（図4. B）。これまで、ブナアオシヤチホコの食害と防御の研究で、食害を模した摘葉実験を行ったところ、翌年の葉の重量あたりのタンニン量が増加し、誘導的に防御物質を生産することが報告されている（鎌田, 1996）。以上から、ウエツキブナハムシでも、前年に大きな被害を受けた個体で誘導防御が働く可能性が考えられる。

また、ウエツキブナハムシの生活史を考慮する必要もある。理由として、ウエツキブナハムシは、成虫が産卵し、孵化した幼虫が活動を始めることで被害が拡大している。成虫は飛ぶことで容易にブナの個体間を移動できるが、幼虫は飛べないため産み付けられた個体への依存性が高いと考えられる。したがって、成虫がブナ個体を選択し産卵することで、その個体は幼虫による食害が集中し被害が大きくなると考えられる。実際に、ニセヒョウモンモドキ (*Euphydryas chalcedona*) の成虫は栄養質の高い植物種や、同じ植物種でも個体を選択して産卵する (Williams, 1983)。また、ブナハバチの成虫が特定の個体に集中的に産卵し、その個体は高密度の幼虫の食害によって激害を受けることも報告されている (山上ら, 2007)。そこで、ウエツキブナハムシが本当に産卵選択を行っているか確認し、仮に行っていた場合には、産卵選択の要因を調べる必要がある。

これまで、植物の葉の被食防御について、資源の投資に対する防御と成長のトレード・オフの研究は行われてきた (Herms and Mattson, 1992)。しかし、同じ資源投資でも植物の繁殖と防御形成の関係について注目した研究はされてこなかった。本研究では資源投資に関して防御と繁殖のトレード・オフの関係に注目した。その結果、葉の堅さに繁殖とのトレード・オフの関係が示唆された。植物の持つ防御に関する研究は数多くされているが、まだ明らかでないことも多い。そのため、今回の研究結果が、今後の植物の防御に関する研究の蓄積の一例となればと考える。

4 引用文献

- 朝日庄内森林環境保全ふれあいセンターホームページ (<http://www.fureai-kokuyurin.jp/>)
- ベゴン, M., ジョン, J. L., タウンゼンド, C. R. (2003) 生態学 個体・個体群・群集の科学. 1302pp, 京都大学学術出版会, 京都.
- Herms, D. A. and Mattson, W. J. (1992) The dilemma of plants to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67:283-335.
- 鎌田直人(1996) 昆虫の個体群動態とブナの相互作用—ブナアオシヤチホコと誘導防御反応・ブナヒメシンクイと捕食者飽食仮説—. *日本生態学会誌* 46:191-198.
- 小池孝良(2004) 被食防御. (樹木生理生態学. 小池孝良編, 朝倉書店, 東京). 119-123.
- 正木進三(1974). 自然のきずなと生活史(昆虫の生活史と進化. 正木進三著, 中央公論社, 東京). 137-161.
- 松木佐和子・阿部知浩・竹内裕一・丸山 温・小池孝良(2003) カバノキ科樹木におけるトリコーム形成の環境および季節依存性. *日本林学会北海道支部論文集* 51:42-44.
- Mattson WJ Jr. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 11:119-161.
- 越地 正・田村 淳・山根正伸(2006) 丹沢山地におけるブナハバチの加害と影響に関するブナ年輪幅変動の解析. *神奈川県自然環境保全センター報告* (3):11-24.
- 奥田素男(1994) 各論～食虫害虫 ハムシ科～. (森林昆虫 総論・各論. 小林富士雄・竹谷昭彦編著, 養賢堂, 東京). 353-362.
- 大場秀章(1989) ブナ科. (日本の野生植物 木本 I, 佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫編著, 平凡社, 東京). 66-78.
- 大山智子(2008) 個体からみたブナ林の豊凶現象・開花履歴と年輪幅の関係. 山形大学修士論文.
- 澤田晴雄・梶 幹夫・大村和也・五十嵐勇治(2008) ブナ類 2 種 (*Fagus crenata* Blume and *Fagus japonica* Maxim.) の豊凶現象が樹体の成長に与える影響. *日本森林学会誌* 90:129-136.
- 須藤泰典(2010) ブナの開花頻度に個体差が生じるメカニズム - 豊作年以外の開花はなぜ起こるのか -. *日本森林学会第 121 回大会要旨集*:Pa2-24.
- 寺澤和彦・柳井清治・八坂通泰(1995) ブナの種子生産特性(I): 北海道南西部の天然林における 1990 年から 1993 年の堅果の落下量と品質. *日本林學會誌* 77:137-144.
- 山上 明・谷 晋・伴野英雄(2007) ブナハバチ食害によるブナ枯死とブナ林の衰退. 丹沢大山総合調査学術報告書:256-268.
- Yamasaki, M. and Kikuzawa, K. (2003) Temporal and spatial variations in leaf herbivory within a canopy of *Fagus crenata*. *Oecologia* 137:226-232.
- 八坂通泰・小山浩正・寺澤和彦・今博計(2001) 冬芽調査によるブナの結実予測手法. *日本林学会誌* 83:322-327.
- Williams KS. (1983) The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. III. Oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia* 5:336-340.