

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 18 日現在

機関番号：84406

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2010～2012

課題番号：22580177

研究課題名（和文） 紅葉の適応的意義に関する生態学的研究

研究課題名（英文） Ecological study on the adaptive significance of autumn leaf colouration

研究代表者

山崎 一夫 (YAMAZAKI KAZUO)

大阪市立環境科学研究所・その他部局等・研究員

研究者番号：30332448

研究成果の概要（和文）：紅葉の色彩は植食性昆虫に対する警告信号であるとする仮説と、秋に好蟻性アブラムシを誘引し翌春にアリによって木を植食性昆虫から守ってもらう機能があるとする仮説を、野外調査で検証した。4 地点 3 樹種の調査から 2 仮説が支持されることはなかったが、紅葉が虫に対する抵抗性と相関をもつ例があった。また、150 種以上の植物で新葉と古葉の色彩を比較したところ、春の新葉と秋の古葉の色が異なるケースが多く認められ、春と秋で葉色に対する選択圧が異なることが示唆された。

研究成果の概要（英文）：Two hypotheses explaining the adaptive significance of autumn leaf colors (coevolution hypothesis: the color is an honest warning signal of tree defence against herbivores, tritrophic interaction hypothesis: the color attracts myrmecophilous aphids in autumn and in next spring ants attending the aphids defend trees from herbivores) were tested in the field using three tree species of four sites. Neither hypotheses were supported. However, in two tree species, there was significant correlation between autumn leaf colors and resistance against herbivorous insects. The comparison of colors of new spring leaves with those of old autumn leaves in more than 150 plant species revealed that in many species the colors of new leaves were different from those of old leaves, suggesting different natural selection acting on leaf colors between in spring and in autumn.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011 年度	700,000	210,000	910,000
2012 年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総計	2,300,000	690,000	2,990,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：紅葉、共進化、アブラムシ、アリ、適応的意義

1. 研究開始当初の背景

(1) 落葉樹が秋に赤や黄色に葉色を変える紅葉という現象は、古くから関心もたれてい

たが、樹木にとってどのような利点があるか科学的な研究はほとんどされてこなかった。かつては、紅葉の色彩は葉の老化の副産物に

すぎないと考えられてきた。

(2)ところが、近年になって、紅葉の意義について2つの有力な仮説が提唱された。1つは「光保護仮説」であり、紅葉の色素は葉の組織を紫外線から守り活性酸素が発生するのを防ぐ役割があると考えられるものである。色素のおかげで葉の細胞を痛めずに葉の栄養分を転流してから葉を落とすことができるわけである。

(3)2番目は「共進化仮説」である。秋はアブラムシなどの植食性昆虫が新しい寄主植物を求めて移住する季節である。そのときに、木は色素で植食者防御の強さをアピールする。すると、植食性昆虫は視覚で紅葉した木を避けて、紅葉の弱い木を選択して定位することになる。つまり、樹木にとって紅葉は防御の強さを植食性昆虫に知らせる信号として進化したと考える仮説である。強い木は信号で効率的に植食者から守られ、植食者は確実に防御が弱い質の良い木を利用できることになる。

(4)ところが、共進化仮説にはさまざまな問題点が指摘され、野外での検証例は少なかった。そして、他の仮説もまだ提唱され続けていた。そこで、共進化仮説と研究代表者が自ら考案した仮説を中心に、紅葉の適応的意義について、野外でデータをとって検証することを試みた。

2. 研究の目的

(1)紅葉の共進化仮説では、(a)元気な木は防御より生長に投資する可能性があること、(b)アブラムシの種によって葉色や木の防御に対する反応が異なること、(c)樹冠での多種間相互作用を考慮していないこと、などの問題点がある。これを考慮して、研究代表者は三栄養段階相互作用仮説を考案した。つまり、紅葉の色は秋に好蟻性アブラムシを誘引する。そして、翌春、好蟻性アブラムシにはアリが随伴する。そのアリによって木を他の植食性昆虫から保護してもらえろという考え方である。

(2)本課題では、野外で多数の木で紅葉の程度とアブラムシや他の植食性昆虫の発存量や被害レベル、アリの随伴などを測定し、それらの変数間の相関を調査することにより、共進化仮説と三栄養段階相互作用仮説を検証するのが主な目的である。

(3)日本の植物において、どのような植物種が秋に葉色を変えるかはまだ十分に解明されていない。また、紅葉する樹種にアブラムシなどの植食性昆虫が寄生するかどうかも

よくわかっていない。そこで、上記2仮説の妥当性を判断する基礎データとして、できるだけ多くの植物で葉色と昆虫の調査を行なうことが、第2の目的である。

(4)紅葉の適応的意義に関する研究は急速な発展を見せており、その研究の進展を把握して上記(2)、(3)の調査を修正し、より適切な方向へ変更する。

3. 研究の方法

(1)共進化仮説と三栄養段階相互作用仮説の検証のために、複数の地点—樹種の組み合わせで野外調査を行なった。すなわち、①平地の大阪城公園の秋季に黄葉するエノキ、②低山地の大阪府箕面公園の赤葉するイロハモミジ、③山地の奈良県金剛山の赤葉・黄葉するウリハダカエデ、④本州中部山地の山梨県塩山の赤葉するイロハモミジである。

(2)各地点で、16—33本の同種樹木株を選び、秋季の葉色を各株において葉50枚について赤、黄、緑に分けてカウントした。翌春～秋に、各株50シュートについて、アブラムシ数、他の植食性昆虫の個体数、アリの随伴の有無、食害レベル(葉面積消失30%以上の割合)、シュートの長さ(木の元気さの指標)を記録した。それらの相関を解析し、共進化仮説、三栄養段階相互作用仮説、その他のどの仮説の適合性がよいかを検討した。共進化仮説なら、シュート長が長くて元気な木が紅葉し、アブラムシが少なく、食害も少ないならば支持されたことになる。三栄養段階相互作用仮説なら、シュート長が長く元気な木に好蟻性アブラムシが多くアリが随伴し他の植食性昆虫と食害が少なければ支持される。

(3)植物の葉色を新葉の色彩を含めて調査した。多くの植物は秋に古葉が紅葉するだけでなく、春の新葉も赤色や黄色を帯びる。近畿地方を中心に、さまざまな植物種で新葉と古葉の色彩を比較した。新葉と古葉の色彩が同じであれば春と秋で同じ選択圧が作用している可能性がある。新葉と古葉の色が異なっていれば、春と秋で異なる選択圧がかかっているのかもしれない。この調査は「研究の目的」(3)、(4)に基づき、間接的でより総合的な視点から、葉の色彩に作用する選択圧を推定する試みである。また、フィンランドとイスラエルでも同様の調査を行なわれているので、日本のデータと比較した。

4. 研究成果

(1)4地点3種の樹木による紅葉と食害レベルの相関分析の結果は以下の通りであった。大阪城公園のエノキは33本を2シーズン調査し、そのうち1シーズンで黄葉が強い木ほど

食害レベルが低かった。黄葉とアブラムシ数は無相関であったが、他の植食者（おもにエノキノミゾウムシ）の数と負の相関があった。アリの随伴は必ずしもアブラムシ密度と関係がなかった。黄葉の程度とシュートの長さ（木の元気さの指標）も関係がなかった。以上の結果は、共進化仮説と三栄養段階相互作用仮説のどちらとも一致しなかった。しかし、メカニズムは不明だが、黄葉が秋に移住しないエノキノミゾウムシへの抵抗性と関係している可能性がある。

(2) 箕面公園のイロハモミジ 16 本 1 シーズンの調査では、秋に緑葉の割合が多い木ほどアブラムシの数が少なく、赤葉と黄葉が多い木ほどアブラムシが多かった。アリの随伴は稀であり、葉色はシュート長、食害レベルとも無相関であった。よって、2 仮説とも支持されず、むしろ、紅葉している木は転流がさかんであることを示しておりアブラムシがその栄養分に富む篩管液を吸うために多く集まるという「栄養転流仮説」に一致する。

(3) 金剛山のウリハダカエデ 22 本 1 シーズンの調査では、赤葉の割合が多い木ほど食害が少なく、黄葉の割合が多い木ほど食害が多い関係が認められた。アブラムシのコロニーは見られず、アリは極めて稀であり、おもな植食性昆虫はハムシやゾウムシの成虫であった。つまり、赤葉の木は秋に移住しない昆虫に対する抵抗性をもつ可能性がある。この結果は 2 仮説と一致せず、赤葉の色素であるアントシアニンの生合成経路が他のフェノール類の防御物質と同じなので、赤葉になる木がたまたま防御も強いという「防御表示仮説」に合うものと考えられた。

(4) 山梨県塩山のイロハモミジ 20 本 1 シーズンの調査では、葉色はアブラムシ数、他の植食性昆虫の数、アリの随伴のいずれとも相関がなかった。秋季にアブラムシはハマキガやクモが作成した葉シェルター内で増殖しており、葉シェルターを作る節足動物とアブラムシの相互作用の方が葉色より重要であった。2 仮説のいずれとも一致しない。これは調査地が植林地であり、植栽したイロハモミジが遺伝的に均一で環境も均質であることに原因があるかもしれない。

(5) 以上の野外の相関分析結果からは、共進化仮説も三栄養段階相互作用仮説も支持されるデータではなかった。しかしながら、葉色が植食性昆虫に対する抵抗性と関係している可能性を示唆するケース（エノキとウリハダカエデ）があった。また、赤葉と黄葉で全く植食性昆虫に対する抵抗性が異なることも判明した。近年の海外の検証例からは、

共進化仮説が支持された研究があり、支持されなかった研究もある。また、三栄養段階相互作用仮説について検討した研究はなかった。今後は、もっと多くの樹種や地点で葉色と植食性昆虫の反応を調査するとともに、植物の遺伝子型や施肥などが紅葉と植食性昆虫の反応にいかに関与するかを、統一された実験系で検証する必要がある。

(6) 近畿地方を中心に、木本植物 102 種、草本植物 61 種の春の新葉と秋の古葉の色彩を比較する野外調査を行なった。木本、草本ともに、新葉と古葉の色彩が一致する場合（例えばイロハモミジは春の新葉が赤く秋には赤く紅葉する）と、異なる場合が認められた。とくに、木本の 31%、草本の 43%の種で新葉と古葉の色彩は異なっていた。このパターンは、日本だけでなくフィンランドとイスラエルでも同じであった。春と秋で光環境は類似していると仮定すると、春と秋で植食性昆虫群集が大きく異なるため、植食性昆虫が葉色に少なからぬ選択圧を与えている可能性が示唆される。

(7) また、草本植物では、ギシギシやエノコログサのように結実し枯死する際に、全草が赤く変色する現象が観察された。これは、枯死する前に地上部の栄養を種子へ転流させる際に、光ストレスを減少させるために色素を生産していた可能性がある。あるいは、全草が赤くなると草食動物に対するカムフラージュとなり、種子捕食を減少させることも考えられる。今後は草本植物の赤化現象の適応的意義に関する研究も求められるだろう。木本よりも草本は実験的な研究が行ないやすいので、有望な研究テーマだと思われる。

(8) 本研究では、少なくとも野外調査した 4 つの系で、共進化仮説と三栄養段階相互作用仮説は支持されなかった。しかし、紅葉と植食性昆虫の食害に関連性が認められたこと、黄葉と赤葉で植食性昆虫に対する抵抗性に全く異なる効果をもつことが示されたことが重要な成果である。また、新葉と古葉の色比較からも、光環境だけでなく、植食性昆虫などの生物的要因が葉色の選択圧として重要であることを示唆したのも総合的な新しい試みであると思われる。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計 1 件）

① Lev-Yadun, S., Yamazaki, K., Holopainen, J. K. & Sinkkonen, A. Spring versus autumn leaf colours: evidence for different

selective agents and evolution in various species and floras. Flora, 査読有, 207, 2012, pp. 80-85, <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2011.10.007>

〔学会発表〕(計3件)

- ①山崎一夫(2011) エノキの黄葉は植食性昆虫による食害を減少させるか? 第23回日本環境動物昆虫学会大会. 2011年11月13日, ホテルメリージュ(宮崎市)
- ②山崎一夫(2012) 紅葉と植食性昆虫の関係. 第24回日本環境動物昆虫学会大会. 2012年11月18日, 名古屋大学(名古屋市)
- ③山崎一夫(2013) 葉色を決める要因—新葉と古葉の色比較から—. 第60回日本生態学会大会, 2013年3月8日, グランシップ(静岡市)

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

○出願状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

○取得状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等
なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山崎 一夫 (YAMAZAKI KAZUO)

大阪市立環境科学研究所・その他部局等・
研究員

研究者番号: 30332448

以上