

原著論文

里山と校庭の樹木落葉のアレロパシー[※]佐藤大地¹・高橋和成²

Allelopathy of country-side and school campus tree species via their fallen leaves

Daichi SATO¹ and Kazunari TAKAHASHI²

Abstract: We compared five country-side satoyama tree species (*Pinus densiflora* Siebold & Zucc., *Quercus variabilis* Blume, *Quercus glauca* Thunb, *Cinnamomum camphora* (L.), *Castanopsis cuspidata* (Thunb.ex Murray) Schottky) and a species planted in our school campus (*Prunus* × *yedoensis* Matsumura) for testing their allelopathy. Agar culture medium with fragments of fallen leaves and that with ooze from their fallen leaves in humus were prepared for the allelopathy assay. Although allelopathy activity differed by species, the fallen leaves of all six species affected the tested lettuce seeds' germination and growth of radicles. Four species inhibited the roots' geotropism. Higher activity was distinguished in *Prunus* × *yedoensis* and *C. camphora* than the others, followed by *P. densiflora* and *C. cuspidata*. The allelochemicals leached and diffused out of fallen leaves inhibited the germination of tested weeds, *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr. and *Solidago altissima* L.. However, the allelopathy of *C. camphora* was not detected in the decomposed leaves in humus. These results indicate that fallen leaves have allelopathy against the invading plants under the satoyama trees.

Key words: allelopathy, fallen leaves, *Cinnamomum camphora*, decomposed leaves

I. はじめに

アレロパシーとは「植物から放出される化学物質が他の植物や微生物・昆虫に対して阻害的あるいは促進的な何らかの作用を及ぼす現象」である(Elroy 1991). 高校生物の教科書にもセイタカアワダチソウの生きた根から放出される化学物質が他の植物の生育を抑制する作用があると記されている(田中ほか 2004). アレロパシーの作用には4つが知られ, 根から出る作用, 生葉から出る作用, 揮発性物質による作用, 落葉や植物遺体による作用がある(沼田 1977). アレロパシーは植物が身を守るための方法で, 植物体に含まれる二次代謝物質として植物体

内に含まれている. 農業では敷きワラにした稲ワラが雑草の生育を抑制することが知られている(藤井 1989). また, 最近では外来植物のリスク評価で小笠原父島の外来種のアレロパシー活性が調べられている(Fujii et al. 2004).

ホウノキの樹下では落葉の堆積が目立ち, 下草が少なくなっている. 落葉は土壤に有機物を供給し, 樹木の養分の重要な供給源となる. しかし, それだけでなく, 堆積した落葉や根などから分泌される他感物質により下草の種子発芽や芽生えの生育が抑制されると言われる(藤井 1994). 樹木は, 自身の生育環境を落葉によるアレロパシーを利用して生育領

※高知大学で開催された日本動物学会, 日本植物学会, 日本生態学会合同の生物系三学会中国四国支部大会で, 高校生ポスター発表部門において, 最優秀プレゼンテーション賞を受賞.

1. 〒700-0005 岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学附属高校 中・高一貫コース6年生 Okayama University of Science High School, Ridai-cho 1-1, North region Okayama 700-0005 JAPAN

2. 〒700-0005 岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学附属高校 教諭 Okayama University of Science High School, Ridai-cho 1-1, North region Okayama 700-0005 JAPAN

域を確保していると考えられる。

本研究は、里山の数種の樹木落葉や校庭のソメイヨシノ落葉によるアレロパシーをレタス種子の発芽と根の伸長に対する影響で比較検証した。研究仮説としては、1)樹種によってアレロパシーの強さは異なる、2)落葉から溶脱する物質がアレロパシー作用をもつ、3)落葉が分解されるとアレロパシーは消失するとした。

II. 方法

1. 材料

落葉は、学校周辺の里山や校庭の樹木から選んだ。植生の遷移段階で初期の樹種として針葉樹のアカマツ、落葉樹のアベマキ、そして遷移段階の後期の樹種として常緑樹のクスノキ、アラカシ、ツブラジイ、校庭の樹木としてはソメイヨシノを材料とした。落葉樹の落葉は、前年の秋に採集し、乾燥して冷暗所で保存した。針葉樹と常緑樹は4月末に落葉を採取し(図1A)、乾燥して使用した。

2. 落葉寒天培地

落葉は70℃で一昼夜乾燥し、手で細かく破碎した。寒天培地は、藤井・渋谷(1991)の方法を参考にして改変した。落葉3.3gに対して水100 mlの割合で鍋に入れ、さらに粉末寒天を2%の割合で加えた。約1分間沸騰した後に、12枚のシャーレ(9 cm直径)に分注し、落葉寒天培地とした(図1B)。また、落葉量を1 g/水100 mlの割合に変えた培地も準備した。対照実験として、紙片を入れた寒天培地と2%寒天だけの培地を用意した。クスノキとソメイヨシノでは落葉3.3gに対して水100 mlの割合で鍋に入れ、約1分間沸騰してつくった浸出液を原液として、1/10倍ごとに1/1000倍まで希釈した。そしてそれぞれの液で2%寒天培地をつくった。また、重層培地として落葉寒天培地の上层に2%寒天を約10 mmの厚さで重層した培地を用意した。

3. アレロパシー検定法

1)検定植物としてレタスの種子を利用した(猪野

ほか 1998a, 1998b)。それぞれの培地にレタスの種子20個ずつを撒いた。野草としては風散布されるイタドリと特定外来生物のセイタカアワダチソウの種子を晩秋に野外で採取して用意した。

2)種子を撒いた培地は実験室の明所に置いておき、4日～6日後のいずれかの日に発芽率と幼根長を測った。根長は、寒天培地から芽生えを抜き取り、グラフ用紙の上で長さを測った(図1C)。

3)樹種ごとに3枚以上の培地で実験し、レタス種子の発芽率や根長の平均値と標準偏差を樹種間で比較した。また、幼根が培地に侵入して伸長する重力

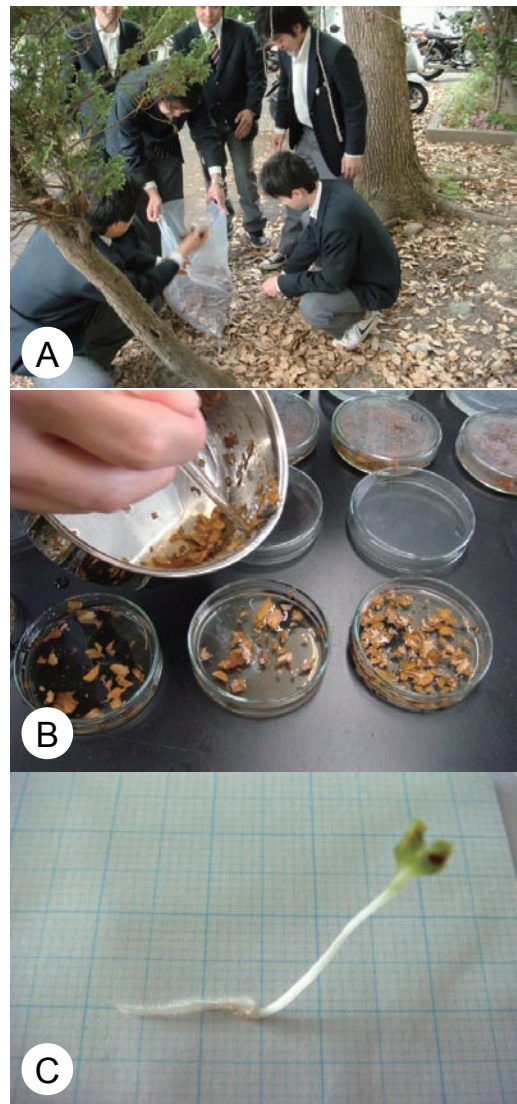


図1. 落葉採取(A)と培地の作り方(B), および幼根の長さの測り方(C)。

屈性を観察した。根長は、統計ソフト(Excel統計エスミ 東京)を利用して多重比較し、有意差を確認した。

III. 結果

1. 樹種による比較

寒天培地では、レタス種子は88%が発芽し、その根長は図2に示すように20mmをピークに正規分布した。6種類の樹種の落葉寒天培地で発芽率と根の伸

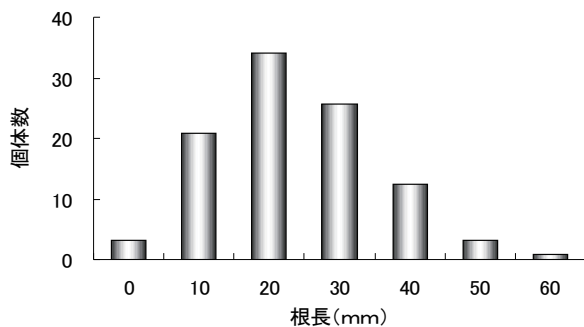


図2. 寒天培地での根の伸長(培養5日目).

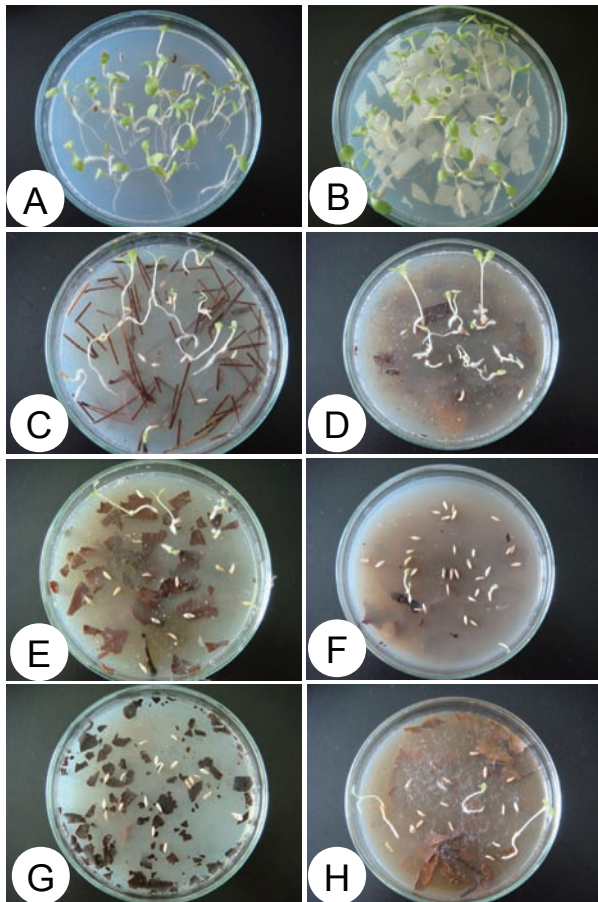


図3. 落葉培地によるレタス発芽への影響。A:寒天, B:紙片, C:アカマツ, D:アベマキ, E:ソメイヨシノ, F:アラカシ, G:クスノキ, H: ツブラジイ。

長を比較した(図3C~H)。落葉3.3g/100ml寒天培地の場合には、発芽率はアカマツ、アベマキ、ソメイヨシノ、アラカシ、クスノキ、ツブラジイで抑制された(図4A)。根の伸長は、紙片培地でも抑制されたが、それよりも落葉培地で抑制が強く、ソメイヨシノ、クスノキで特に強い抑制がみられた(図4B)。根の伸長が特に抑制された培地では、アカマツ、ツブラジイなど樹種によらず根の重力屈性がみられなかった(図5C, D)。

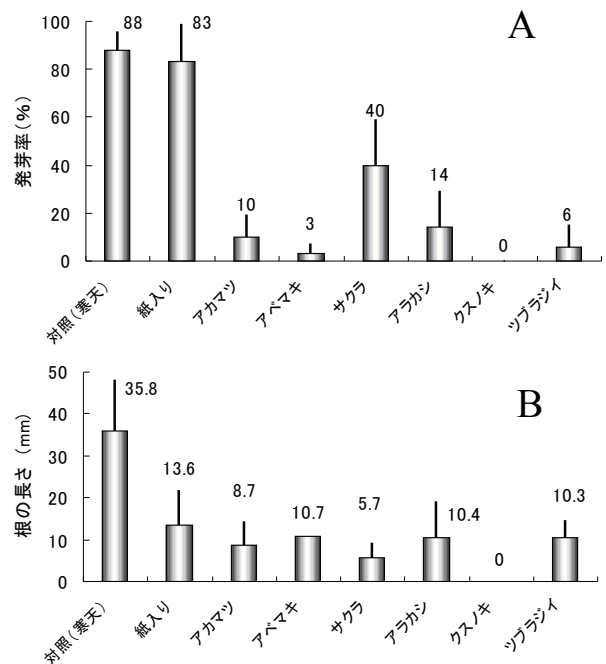


図4. 落葉(3.3g/100ml)寒天培地におけるアレロパシーの樹種間比較。A:発芽率 B:根長。縦棒は標準偏差を示し、数値は平均値を示す。

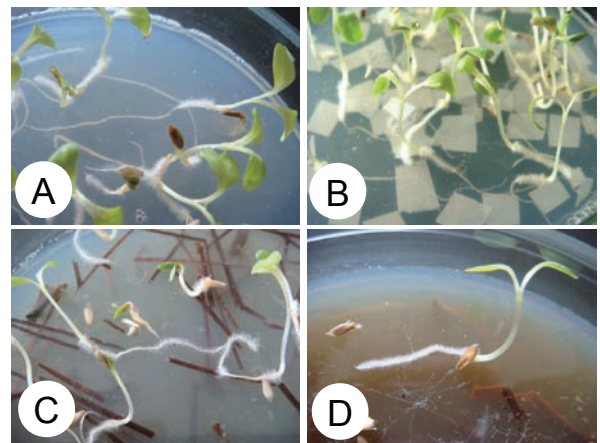


図5. レタスの根の伸長。A:2%寒天培地 B:紙片培地 C:アカマツ落葉培地 D:ツブラジイ落葉培地。幼根の正の重力屈性が、アカマツやツブラジイ培地でみられない。

落葉 1 g/100 ml 寒天培地の場合には、発芽率はソメイヨシノ、アラカシ、クスノキ、ツブラジイで落葉 3.3 g/100 ml 寒天培地と同様に抑制された(図 6 A)。しかし、アカマツとアベマキでは発芽率がやや回復した。根の伸長はソメイヨシノ、アラカシ、クスノキ、ツブラジイで抑制された(図 6 B)。紙片培地での根の伸長抑制は認められず、紙片による物理的な根の伸長阻害は本実験ではみられなかった。また、アカマツでは発芽個体の根の伸長は対照より促進されていた。しかし、ツブラジイ、アラカシ、クスノキ、ソメイヨシノによる根の伸長において、正の重力屈性が阻害され、有意な伸長抑制がみられた(表 1)。アレロパシー活性は、落葉から浸出する物質の濃度の影響を受け、その効果は種子発芽や幼根の重力屈性と伸長に影響した。

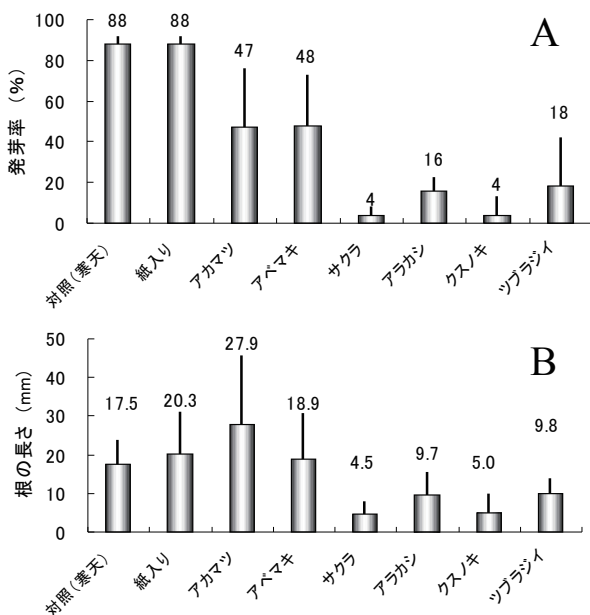


図6. 落葉(1.0 g /100ml)寒天培地におけるアレロパシーの樹種間比較. A: 発芽率 B: 根長. 縦棒は標準偏差を示し、数値は平均値を示す。

表 1. 樹種による根の重力屈性と根長の多重比較(落葉 1.0g/100mlの寒天培地で培養5日目の状態)。

	本数	重力屈性	根長(mm)	標準偏差	P 値	有意差
紙片	52	有	20.3	10.7		
アカマツ	41	有	27.9	17.5	0.004	**
アベマキ	38	有	18.9	11.5	0.599	
ツブラジイ	17	無	9.8	4.0	0.003	**
アラカシ	12	無	9.7	5.7	0.007	**
クスノキ	4	無	5.0	4.2	0.017	*
ソメイヨシノ	4	無	4.5	3.0	0.014	*

多重比較はFisherの最小有意差法を用いた。 **:1%有意 *:5%有意

2. 浸出液によるアレロパシー活性

落葉から溶脱する物質にアレロパシーがあるかを調べた。浸出した原液を希釈してアレロパシー活性を比較した。ソメイヨシノでは、原液が発芽率33%に抑制したが、希釈するとその効果はみられなくなった。しかし、根長は原液で対照の17%、1/10希釈で41%にまで抑制された。しかし、1/100希釈では76%にまで抑制されたに止まった(図 7 A)。クスノキでは、発芽率が1/10希釈で12%まで抑制されたが、1/100希釈では抑制はみられなくなった。根の伸長は1/100希釈で対照の56%まで抑制され、対照に対して有意な活性がみられた(図 7 B)。希釈するとアレロパシー活性は低下したが、ソメイヨシノとクスノキではその強さが異なり、クスノキでより強い作用が認められた。また、アレロパシーは発芽よりも幼根伸長に強く影響した。

3. 重層培地でのアレロパシー活性

寒天を重層した落葉培地で根の伸長に与える影響を検証した。重層培地では、幼根の伸長は落葉培地よりは促進されたが、対照培地よりも抑制された(図 8)。アレロパシー物質は、落葉から溶脱し、寒天培地中を拡散して作用していると推定された。

4. 腐植培地でのアレロパシー活性

クスノキ落葉の腐植でアレロパシーがほとんど見られなくなった(図 9)。新規落葉では、発芽率4%、根長 5.0 ± 4.8 mmで、幼根での正の重力屈性が認められなかった。一方、腐植では、発芽率67%、根長 12.4 ± 8.6 mmで、正の重力屈性が認められた(表 2, 図 9 B)。紙片培地では発芽率83%、根長が 20.3 ± 10.8 mmであるため、腐植の分解された落葉ではアレロパシー活性はほとんど失われていた。

5. 野草に対するアレロパシー効果

野草のイタドリと特定外来生物のセイタカアワダチソウに対する落葉のアレロパシー効果を調べた。イタドリの発芽はコナラとアベマキでは抑制されなかったが、クスノキで対照(寒天培地)の54%に

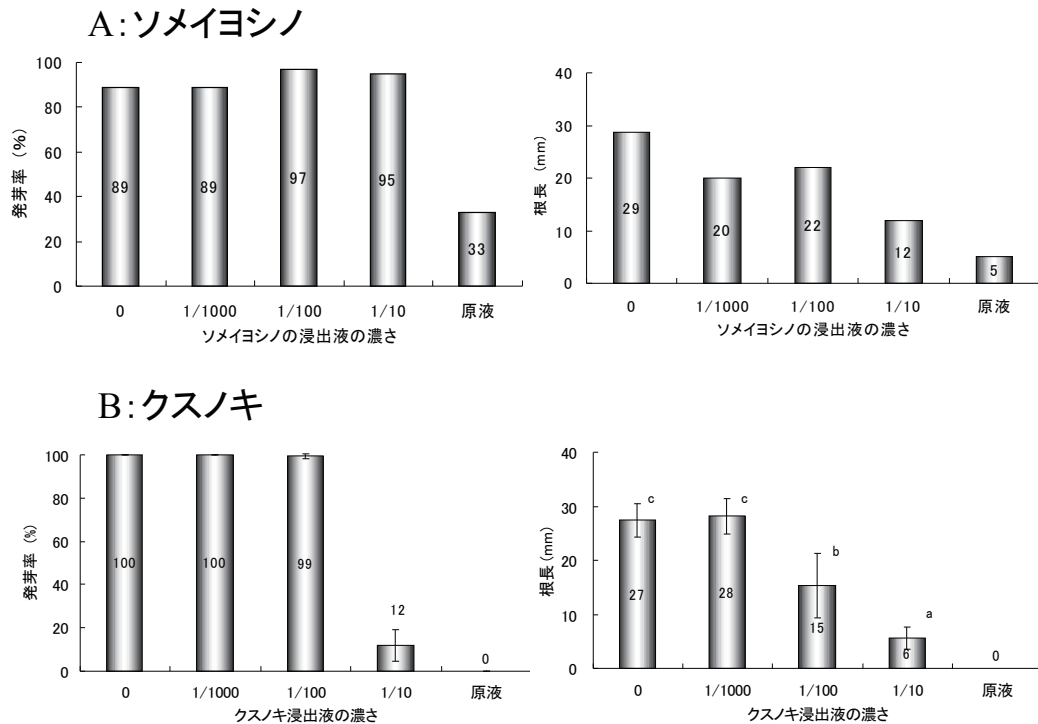


図7. 浸出液の希釈による発芽率と根長へのアレロパシー活性の変化. A:ソメイヨシノ B:クスノキ. a, b, cの間にはチューキ検定で有意差 ($p < 0.01$) がある.

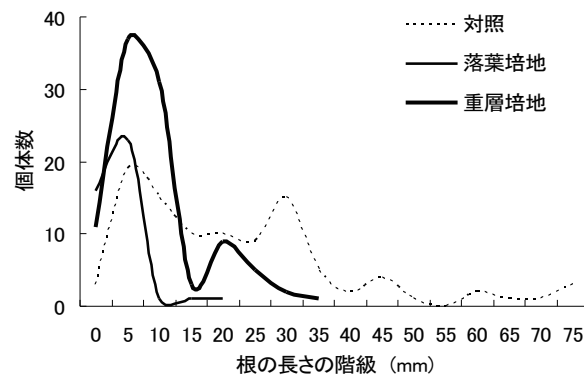


図8. 重層培地によるアレロパシー活性.

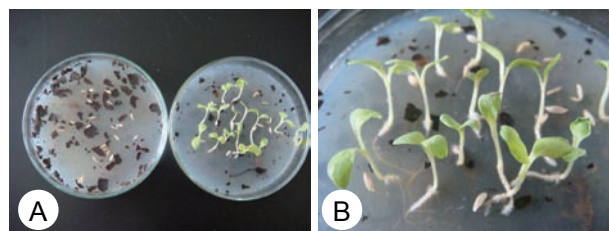


図9. 腐植の落葉で消失したアレロパシー. A:新規落葉(左)と腐植(右)での比較 B:腐植で重力屈性を示した芽生え.

表2. クスノキの新規落葉と腐植中の分解落葉によるアレロパシーの比較 ($n=100$, 落葉1.0g/100ml入り寒天培地で5日目の状態).

	新規	腐植	紙片培地
発芽率 (%)	4	67	88
根長 (mm)	5.0 ± 4.8	12.4 ± 8.6	20.3 ± 10.8
幼根の重力屈性	無	有	有

抑制され、幼根の伸長は対照の15%まで有意に抑制された(表3)。また、セイタカアワダチソウでは、寒天培地で45%が発芽したが、クスノキで発芽率が0%となり、コナラやアベマキでも同様の結果になった(表3)。こうしたことから、落葉のアレロパシーは、レタスに限らず野草に対しても強く作用することが実証された。

IV. 考察

岡山県南部の植物群落の遷移は、針葉樹のアカマツからアベマキ・コナラなどの落葉樹、そしてアラカシ・クスノキ・スダジイなどの常緑樹に遷移するモデルが考えられる。アカマツやソメイヨシノは遷移初期や独立木として生育することが多い。また、常緑樹のクスノキは果肉に包まれた種子を実らせ、裸地に鳥散布される広がりやすい植物である。本研究では、これらの樹種でより強いアレロパシーが認められた。パイオニア種としての生育場所の獲得や生育場所の維持には、アレロパシーが重要な効果を果たしていると推定される。樹木は、やせた土地でも落葉によって養分を確保し、さらに落葉による被覆により自身の生育場所を他の野草や病害虫から防除していると考えられる。樹種によってアレロパシーの強さは異なったが、植生の遷移のパイオニア種においては、より強い落葉のアレロパシーがあることが推定される。

紙片入り培地での根の伸長抑制はないと考えられ、根の伸長に対する影響は、落葉が障害物として作用したものではなく、アレロパシーによる化学的な作用が存在することが明らかであった。アレロパシー活性が特に認められた樹種では、培地中に根が侵入していなかった。これにより、アレロパシーは発芽のみでなく、根の重力屈性や伸長に対しても強く効いていることが明らかになった。また、新しい落葉がアレロパシー物質を豊富に含有しており、それは落葉分解で失われていた。落葉からは雨水によってアレロパシー物質が溶脱し、土壤中に拡散して作用していることが示唆される。樹木は毎年落葉することで他の野草を防除していると考えられる。こ

表3. 野草に対する落葉のアレロパシー.

培地	イタドリ		セイタカアワダチソウ
	発芽率 (%)	根長(mm)	発芽率 (%)
対照	78	22.5±6.1 ^a	45
クスノキ	42	3.4±2.5 ^c	0
コナラ	68	17.4±4.4 ^b	1
アベマキ	68	14.0±4.8 ^b	0

a, b, cの間にはチューキ検定で有意差(p<0.01)がある

れらのことから、始めにあげた研究仮説は正しかったと考えられる。

アレロパシーは光や養分の獲得の競争と区別がしにくく、その作用の程度は小さいと考えられる。しかし、同種の生物だけでなく他の生物個体に対しても何らかの作用や変化を引き起こし、阻害作用だけでなく、促進作用もあるといわれる(藤井 1990)。セイタカアワダチソウでは、アレロパシーが生態的に重要な役割を果たしており、純群落の形成を果たしている(沼田 1977)。しかし、アレロパシーはどんな植物に対しても常に作用するものではなく、特異性がある。本研究ではレタスを検定植物としたが、レタスでアレロパシーが検証されなかったことでその作用がないとは言えない。樹種によって特定の植物に対して強く作用する関係があるかもしれない。

アレロパシー物質は、生命維持に必要不可欠な一次代謝物質ではなく、植物のみに存在している生命維持には直接関係のない二次代謝物質である(藤井 2004)。落葉は一見すると不要な廃棄物であるが、本研究から植物にとっては重要な戦略物資と考えられる。生長が遅い植物や弱い植物、生存競争の厳しい立地に生育する植物には、アレロパシーは生存のために必要な機能である。アレロパシーは植物群落を構成する植物種ごとの相互作用に影響し、植物社会の種多様性を高める要因の一つとも考えられる。

アレロパシー活性の強い落葉でも腐植になると、その活性は消失してきた。そのため、農地への落葉被覆はアレロパシーによる雑草や病害虫防除効果と同時に肥料効果も期待できる。従来の農法では、敷きワラが利用されている(猪谷ほか 1998b)。これは、アレロパシーの観点から再評価でき、アカマツやソメイヨシノ、クスノキの落葉による地表面を被

覆する施用も効果的と考えられる。落葉には、人間や環境に影響が少なく、有害な雑草のみに作用する未知の他感物質が存在する可能性がある。新たな生理活性物質の発見は、安全性の高い新規の農薬の開発につながるだろう。また、アレロパシーは生物多様性の維持に重要で、小笠原諸島では在来植物や外来植物のアレロパシー活性が検証されている(藤井1997; Fujii et al. 2004)。本研究では、特定外来生物であるセイタカアワダチソウの侵入防除に落葉のアレロパシーが役立つことが示された。こうしたアレロパシー機能は、日本の在来型の自然の保全や生物多様性の維持、外来生物の侵入防除に役立ってくると考える。

V. 謝辞

本研究の推進にあたり、共に実験をしてくれたクラスメイトの安達明利君、宇高佑亮君、曾根源之介君、橘高宏貴君に対して深く感謝する。

摘要

1. アカマツ、アベマキ、ソメイヨシノ、アラカシ、クスノキ、ツブラジイの落葉は、レタス種子の発芽と幼根の生長を抑制した。しかし、アレロパシーの強さは樹種により異なった。アレロパシー活性は、発芽よりも幼根の伸長を抑制し、幼根の重力屈性も阻害した。

2. 落葉浸出液によるアレロパシー活性は、ソメイヨシノとクスノキで高く、次にアカマツやツブラジイであった。濃度が低下するとアレロパシー効果はみられなくなった。また、腐植の分解されたクスノキ落葉ではアレロパシーがほとんどみられなかった。

3. クスノキ新規落葉は、野草のイタドリや特定外来生物のセイタカアワダチソウの発芽を抑制した。こうしたことから、里山の樹木の落葉はその樹木下草に対しアレロパシーをもつことが明らかであった。

引用文献

- Elroy L Rice (1991). アレロパシー. 八巻敏雄・安田環・藤井義晴共訳 学会出版センター 東京.
- 藤井義晴(1989). 他感物質利用による雑草防除. 農業および園芸 64:177-182
- 藤井義晴(1990). 植物のアレロパシー 化学と生物 28:471-478.
- 藤井義晴・渋谷知子(1991). 寒天培地を用いた他感作用検定手法. (1)落葉・落枝の浸出物による他感作用の検索. 雑草研究 36(別):150-151.
- 藤井義晴(1994). アレロパシー検定法の確立とムクナに含まれる作用物質 1-dopaの機能. 農業環境技術研究所報告 10:115-218.
- 藤井義晴(1997). 小笠原父島に生育する樹木葉のアレロパシー活性の検定.
http://www.affrc.go.jp/ja/research/seika/data_niacs/h18/result23_16
- 藤井義晴(2004). アレロパシー研究の最前線.
<http://www.niaes.affrc.go.jp/techdoc/inovlec2004/1-3.pdf>
- Fujii, Y., Shibuya, T., Nakatani, K., Itani, T., Hiradate S. & Parvez, M. M. (2004). Assessment method for allelopathic effect from leaf litter leachates. Weed Biology and Management 4:19-23.
- 猪谷富雄・平井健一郎・藤井義晴・神田博史・玉置雅彦(1998a). サンドイッチ法による雑草および薬用植物のアレロパシー活性の検索. 雑草研究 43:258-266.
- 猪谷富雄・加藤謙司・佐々哲二郎・藤田琢也(1998b). ムギ類におけるアレロパシー活性の品種間差異. 雑草研究 43(別):180-181.
- 沼田 真(1977). 植物群落と他感作用. 化学と生物 15:421-418.
- 田中隆荘ほか22名(2004). 高等学校生物Ⅱ. p282-291 第一学習社 広島.

(2009年8月5日受理)