

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 21 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570018

研究課題名(和文)生物間の間接相互作用網を創出する「捕食-被食関係」に関する行動生態学的研究

研究課題名(英文) Indirect effects of community of arthropods on predator-prey interactions

研究代表者

長 泰行 (Choh, Yasuyuki)

千葉大学・園芸学研究科・助教

研究者番号：90595571

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,300,000円、(間接経費) 1,290,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、(1)捕食者の産卵場所選択に被食者2種間の相互作用が影響すること、(2)同所的に存在する非被食者が捕食回避のために作り出す構造物が、捕食者の生存に影響を及ぼすこと、(3)被食者の捕食回避行動は周囲に生息する他の捕食者個体の影響を受けること、(4)共食いの回避に血縁認識能力を有するメスの産卵選好性が影響することが示された。これらは、捕食者-被食者の一対一の関係に、複数の個体あるいは複数の種が互いに影響を及ぼしあう間接的な相互作用が捕食の強度を弱めることによって、自然界における捕食者と被食者の共存を可能にすることを示すものである。

研究成果の概要(英文)：In this study, I examined indirect effects of community of arthropods on the same plant on predator-prey interactions and obtained the following three results. (1) Oviposition site selection by predators is affected by direct and indirect interactions between two prey species. (2) Physical structures produced by non-prey species can be used by predators as refuge for the offspring from omnivore prey which attack eggs of the predators. (3) Prey escaping from predators respond to presence of other predator individuals and tune their antipredator behaviour. (4) Adult female predators reduce cannibalism among their offspring by recognizing self-eggs and avoiding to oviposit close to eggs of others. These results suggest that coexistence of predators and prey may be promoted in presence of arthropods inhabiting in the same habitat by weakening the strength of predation.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：捕食-被食関係 捕食回避行動 誘導反応 雑食性 ギルド内捕食 揮発性物質 国際情報交流 オランダ

## 1. 研究開始当初の背景

「捕食 被食関係」は食物網を構成する基礎的な関係である。捕食者は被食者に対し、致死的な影響を及ぼすだけでなく、消費を伴わない非致死的な影響を及ぼすことが知られている。さらには、そのような被食者への非致死効果は他の生物群集にも影響を及ぼすという報告も近年増えている。しかしながら、自然界において捕食者・被食者は他の生物群集とともに共存しており、周囲に生息する生物群集が両者の関係に影響を及ぼす可能性もある。このような可能性については、研究代表者がナミハダニ(被食者)とチリカブリダニ(捕食者)の系で、被食者の捕食回避行動に周囲の寄主植物、周囲に生息する植食者が影響を及ぼすことを過去に示しているものの、ほとんど明らかになっていない。そのような生物群集が「捕食 被食関係」に及ぼす影響を明らかにすることは、自然界における捕食者・被食者の動態および共存機構の理解に新たな視点を与えるものと考えられる。

## 2. 研究の目的

### (1) 周囲に存在する捕食者が被食者の捕食回避行動に及ぼす影響

捕食者 被食者相互作用に、それらを取り巻く植物や植食者が影響を及ぼすことは上述の通り明らかにされているが、捕食者の影響については明らかになっていない。そこで、これまでと同じ材料を用いて検証するのではなく、本研究で検証を試みている仮説の普遍性を示すためにも、違う系(アブラムシと捕食者)を用いた。アブラムシが捕食者に遭遇している場合、周囲に存在する捕食者が同じ種、個体数とは限らない。そこで、周囲の捕食者の種・個体数を操作することで、二つの捕食リスク(遭遇している捕食者と周囲の捕食者)をどのように評価して、アブラムシが捕食回避行動を変化させるかを明らかにすることを本研究の目的とした。

### (2) 雑食性被食者が捕食者の行動に及ぼす影響

捕食者はエサとして1種の被食者のみを攻撃するわけではなく、複数種の被食者をエサとして利用することが多くの種で知られている。また、同所的に生息する生物種には、被食者もいれば、非被食者もいる。そのような状況下における捕食者の行動は、捕食者・被食者の二者のみの場合よりも自然界での状況をより反映していると考えられる。

本研究では、捕食者の採餌場所選択・産卵場所選択に 被食者間の相互作用が及ぼす影響、非被食者の生産する構造物が及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。 における被食者間の相互作用として、寄主植物を介した相互作用に注目した。材料に用いた

のは、被食者ナミハダニ(以下ハダニ)とミカンキイロアザミウマ(以下アザミウマ)、両種の捕食者ミヤコカブリダニである。2種被食者のうち、アザミウマは植物を食べる植食性を通常示すが、植物の質が悪い場合にはハダニや他の捕食者の卵も食べる雑食性を示す。両者の関係において、ハダニの食害に対して植物が誘導する抵抗性がアザミウマのパフォーマンスを低下させ、その結果、アザミウマがハダニの卵捕食を増加させるという現象が先行研究で報告されている。これは、捕食者であるミヤコカブリダニにとっても、卵捕食のリスクがあることを示している。本研究では、上記のような被食者間相互作用が生じた場合、捕食者が卵捕食のリスクを下げるような行動を示すかを調べた。

については、被食者アザミウマ、非被食者ハダニ、捕食者キイカブリダニを用いた。ハダニは、自分自身の捕食回避場所として植物上で網を張り巡らし、その上や下に生息している。しかし、アザミウマもハダニの網を捕食回避場所として利用することが先行研究によって知られていた。一方、上記のようにアザミウマはハダニが存在する環境では捕食者の卵を捕食する可能性がある。そこで、ハダニの網があることによって、アザミウマとキイカブリダニの系が存続しやすいのか、あるいはどちらが絶滅しやすいのかを明らかにするため、ハダニの網が捕食者に及ぼす影響に注目して実験を行った。

### (3) 捕食者の共食い回避に血縁認識が果たす役割

「捕食-被食関係」は一般的に2種生物間で生じると考えられがちであるが、同種間で生じる共食いは多くの生物種で広く知られる現象である。共食いは短期的にはエネルギーを獲得できるため利益があるように見えるが、特に血縁間での共食いは包括適応度に注目した場合には適応度の低下につながる。そのような血縁個体間での共食い回避は、野外における捕食者の動態を考える上で重要なメカニズムであると考えられる。また、幼体、卵は成体よりも捕食の危険が高い。したがって、母親による産卵パターン、場所選択が幼体間での共食いに影響を及ぼすことが考えられる。本研究では、産卵する母親が自分自身と他個体の産んだ卵を区別して産卵するか、またそのような産み分けが生じた場合に、幼体間での共食いに実際に差が生じるかどうかを明らかにすることを目的とした。

## 3. 研究の方法

### (1) 周囲に存在する捕食者が被食者の捕食回避行動に及ぼす影響

実験材料として、被食者エンドウヒゲナガアブラムシ(以下アブラムシ)、捕食者としてナミテンドウ(以下テントウ)幼虫・成虫、カオマダラクサカゲロウ(クサカゲロウ)幼

虫を用いた。アブラムシは捕食者に遭遇すると、ソラマメ（寄主植物）から落下・歩行による分散を行うことから、本研究では捕食回避行動として分散に注目した。

周囲の捕食者をアブラムシに評価させる方法として、捕食者と実際に攻撃を受けている同種他個体から放出される揮発性物質にアブラムシを暴露した。アブラムシをあらかじめ接種したソラマメにテントウ幼虫を3個体導入した際にアブラムシの分散が、上記の揮発性物質にどのように影響を受けるか調べた。(i)アブラムシが実際に遭遇しているテントウ幼虫よりも多い、あるいは少ない個体数のテントウ幼虫への暴露、(ii)テントウ成虫、クサカゲロウ成虫への暴露、によるアブラムシの分散を測定した。

#### (2) 雑食性被食者が捕食者の行動に及ぼす影響

被食者間の相互作用が捕食者の採餌場所選択・産卵場所選択に及ぼす影響

インゲンマメの葉片（リーフディスク）を用い、ミヤコカブリダニの選択実験を行った。二つのディスクは幅 5mm 長さ 30mm のパラフィルムで橋を架け、中央にミヤコカブリダニメス成虫を放し、24 時間後に放した個体と卵の場所を記録した。選択としては、(i)ハダニ 5 個体 vs ハダニ 5 個体+アザミウマ 10 個体、(ii) ハダニ 30 個体 vs ハダニ 30 個体+アザミウマ 10 個体、(iii) 葉のみ（餌なし）vs ハダニ 30 個体+アザミウマ 10 個体、(iv) ハダニ 30 個体 vs ハダニ 30 個体+アザミウマ 10 個体（ハダニとアザミウマはディスク上で摂食しないよう隔離した）、(v) ハダニ 30 個体 vs ハダニ 15 個体、の 5 通りを行った。(i)と(ii)を比較することにより、ハダニの密度によって、ミヤコカブリダニの選択がどう変わるかを検証した。(iii)では、卵捕食が生じているディスクに対する反応を調べた。さらに、(iv)により、その選択にアザミウマによるハダニの卵捕食が影響しているかどうか、(v)により、卵捕食によるエサの減少が選択に及ぼす影響について検証した。また、ハダニだけでなく、アザミウマがいるディスク上でのミヤコカブリダニの繁殖を調べることに、アザミウマの卵捕食の影響を調べた。

非被食者の生産する構造物が捕食者の採卵場所選択に及ぼす影響

インゲンマメのリーフディスクを用い、キイカブリダニによる選択実験を行った。二つのディスクは幅 5mm 長さ 35mm のパラフィルムで橋を架け、中央にキイカブリダニメス成虫を放し、24 時間後に卵の場所を記録した。選択としては、(i)アザミウマ幼虫 15 個体 vs アザミウマ幼虫 15 個体+パラフィルム、(ii)アザミウマ幼虫 15 個体 vs アザミウマ幼虫 15 個体+ハダニ 30 個体(12時間前に接種)、(iii)アザミウマ幼虫 15 個体 vs アザミウマ幼虫 15

個体+ハダニ 30 個体(24 時間前に接種)、の 3 通りを行った。(i)は、キイカブリダニが非生物的な捕食回避場所として、パラフィルムを利用、選好するかを調べるために行った。(ii)と(iii)は、ハダニの生産する網の存在するディスクを好むかどうか、網の濃さ（ハダニ接種時間が長い方が、網が濃いことが予想される）に注目して選択実験を行った。また、ハダニの網がキイカブリダニの卵をアザミウマによる捕食から保護する効果があるかどうかについても実験を行った。

#### (3) 捕食者の共食い回避に血縁認識が果たす役割

実験材料として、キイカブリダニを用いた。キイカブリダニは、卵を集合させて産む習性があり、本研究では産卵場所としてパラフィルムのディスク（直径 7mm）を用いた。メス成虫に、24 時間前に自分が産卵したパラフィルムと他個体の産卵したパラフィルム（どちらも卵がついた状態）を与え、どちらに産卵するかを調べた。また、そのような選好性に関わる要因が何かを明らかにするため、パラフィルム上の自分自身が残す痕跡、卵そのものの影響についても検討を行った。さらに、同じ母親由来個体間と他個体間での共食いの強度についても比較することで、母親の産卵選好性が共食いに及ぼす影響について検証した。

## 4. 研究成果

#### (1) 周囲に存在する捕食者が被食者の捕食回避行動に及ぼす影響

テントウ幼虫 3 個体に遭遇したアブラムシに、他のソラマメ株上で同種を攻撃しているテントウ幼虫（3 個体以上あるいは以下）の揮発性物質に暴露した場合、その個体数に関係なく分散は一定であった。しかしながら、他の捕食者としてテントウ成虫、クサカゲロウ成虫への暴露をしたところ、テントウ成虫への暴露においてのみ、分散が減少した。テントウ成虫はアブラムシ捕食量が最大であったが、最初の結果から、アブラムシが分散を減少させたのは、単に同種の捕食量の大きさに反応したためではないと考えられた。さらに実験を行ったところ、テントウ成虫自身に由来する揮発性物質と、捕食者に襲われているアブラムシから放出される揮発性物質の両方が、分散の減少に関与していることが示された。一方、現在遭遇している捕食者と周囲の捕食者のリスクの違いを比較しているかどうかは、本研究からは明確ではないため、今後の検証が必要である。

これらの結果から、アブラムシはたとえ捕食者に襲われている場合でも、周囲に存在する捕食リスクにも反応して可塑的に捕食回避行動を変化させることが明らかとなった。本研究は、これまで捕食者・被食者の 2 者のみに注目されがちであった「捕食 被食関

係」に、それらをとりにくく生物群集が間接的に影響を及ぼすことを示した点で、新奇な発見である。また、注目した被食者の分散は野外における分布・動態に影響を及ぼす要因であり、農業現場での捕食性天敵を用いた害虫管理を試みる上でも、天敵の放飼方法・場所・個体数などに新たな知見を与えるものと考えられる。

## (2) 雑食性被食者が捕食者の行動に及ぼす影響

被食者間の相互作用が捕食者の採餌場所選択・産卵場所選択に及ぼす影響

ミヤコカブリダニは、アザミウマがディスク上に存在する場合、採餌場所・産卵場所を変化させた。以下、行った選択実験の結果について説明する。(i)ハダニ 5 個体 vs ハダニ 5 個体+アザミウマ 10 個体、ではミヤコカブリダニは選好性をどちらかに示すことはなかった。一方、(ii) ハダニ 30 個体 vs ハダニ 30 個体+アザミウマ 10 個体、ではアザミウマのいないディスクを選好した。しかし、(iii) 葉のみ(餌なし) vs ハダニ 30 個体+アザミウマ 10 個体、という選択ではエサが1箇所しかいないため、アザミウマが存在していても、そのディスクを選好した。さらに、(iv) ハダニ 30 個体 vs ハダニ 30 個体+アザミウマ 10 個体(ハダニとアザミウマはディスク上で摂食しないよう隔離した)の選択をさせたところ、ミヤコカブリダニは両者を区別しなかった。また、(v) ハダニ 30 個体 vs ハダニ 15 個体、の選択についても選好性は見られなかった。(i)と(ii)の結果から、ミヤコカブリダニはハダニとアザミウマの両種がいる場所を避けるものの、それはハダニの密度に依存することが示された。また、これはハダニが低密度の際には高密度時よりもアザミウマの卵捕食が弱い、という実験結果からも説明が可能である。また、(ii)と(iv)の結果から、アザミウマがハダニ卵を捕食することがミヤコカブリダニの忌避に関与していることが明らかになった。また、卵捕食によるエサの減少がミヤコカブリダニの選択に及ぼす影響は(v)の結果から否定された。一方、(iii)の結果からは、ミヤコカブリダニは、他にエサがない場合にはアザミウマのいるディスクを好むことが分かった。最後に、ミヤコカブリダニの増殖率はハダニのみのディスクよりもアザミウマも存在するディスクで有意に低下することが明らかとなった。

先行研究において、複数のエサ種を利用する捕食者は、一般的に捕食効率やエサ質に応じて行動を変化させると考えられてきた。しかしながら、本研究の結果は、捕食者の採餌および産卵行動に、エサ種間の相互作用が影響を及ぼすことを示したものであり、「捕食被食関係」に新たな視点の重要性を提示するものである。

非被食者の生産する構造物が捕食者の採卵場所選択に及ぼす影響

キイカブリダニはディスク上におけるパラフィルム、ハダニの網の存在によって産卵場所選好性を変化させた。(i)アザミウマ幼虫 15 個体 vs アザミウマ幼虫 15 個体+パラフィルム、を選好させた場合には後者に多く産卵した。また、(ii)アザミウマ幼虫 15 個体 vs アザミウマ幼虫 15 個体+ハダニ 30 個体(12 時間前に接種)、ではハダニを接種したディスクに多くの卵を産んだ。しかしながら、(iii)アザミウマ幼虫 15 個体 vs アザミウマ幼虫 15 個体+ハダニ 30 個体(24 時間前に接種)では、ハダニの網があるディスクを避けた。(i)と(ii)の結果は、パラフィルムやハダニの網がある場所を好むことが示唆された。一方、(iii)ではハダニの網がある場所を忌避したことから、網が濃くなると産卵選好性が変化することが分かった。つまり、同所的に存在するハダニの効果は密度や時間といった条件に依存することが示唆された。それに対して、アザミウマはハダニの網の濃さに関係なく、網があるディスク上で生存率が高く、網の効果はキイカブリダニとは異なっていた。また、エサとしてアザミウマを与え、キイカブリダニの増殖率を調べたところ、ハダニ存在下では不在下よりも有意にキイカブリダニの次世代の生存率が高く、実際に捕食回避場所として機能していると考えられた。

上記の結果より、非被食者であるハダニが、カブリダニとアザミウマの生存率に影響を及ぼすことで、両者の系の持続性を変化させる可能性が示された。「捕食 被食関係」において、通常捕食者・被食者にしか注目しないが、両者の関係には無関係に見える生物が重要な役割を果たしているのかもしれない。また、キイカブリダニはアザミウマやコナジラミ類の天敵として生物防除で注目されている天敵である。同所的に発生する害虫ハダニの存在がキイカブリダニの捕食効率を左右する可能性が示されたため、その施用方法の検討に役立つ情報を、本研究は示すものである。

## (3) 捕食者の共食い回避に血縁認識が果たす役割

キイカブリダニは自分の卵を産んだパラフィルムと他個体のパラフィルムを与えると、前者に好んで産卵した。さらに、その選好に何を手がかりとするかについて検証を行った。最初に、自分及び他個体の卵が産みつけられたパラフィルムから卵のみを除去し、選択実験を行ったところ、自分の卵を除去したパラフィルムを避けたことから、パラフィルム上の手がかりが選好性に関わっていないことを示した。一方で、これは同じ卵の除去という処理でも自分と他個体の違いを区別できるという、興味深い結果であり、今後さらに研究の展開が期待される。卵のみ

を新たなパラフィルムに移植した際に、上述と同様の自分の卵への選好性が確認されたことから、卵の表面にある何らかの物質を認識に用いていることが示唆された。さらに、アザミウマの代わりに人工餌を与えた際にキイカブリダニの産卵選好性が変化することから、アザミウマの影響も少なからず存在する可能性がある。また、同親由来の卵のみと、異親由来の卵のみを48時間維持すると、後者の方で生存率が低く、共食いが高いことが示された。これは、本種においてメス成虫だけでなく幼虫も血縁認識能力をもつことを示唆する。これらの結果は、本種が他個体の卵のそばに産卵するのを避けることで、子供間での共食いを減少させる可能性を示すものである。

本研究では、「捕食 被食関係」に捕食者同種他個体の存在および被食者の存在が影響を及ぼすことを示したものである。また、その関係に血縁認識が関与しているのは興味深い結果である。

#### 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 5 件)

Yasuyuki Choh, Junji Takabayashi, Maurice W. Sabelis, Arne Janssen (in press) Witnessing predation can affect strength of of counter-attack in phytoseiids with ontogenetic role reversal. *Animal Behaviour*, 査読有

Yasuyuki Choh, Rika Ozawa, Junji Takabayashi (2013) Do plants use airborne cues to recognize herbivores on their neighbours? *Experimental Applied Acarology*, 59:263-273. 査読有, DOI: 10.1007/s10493-012-9616-z

Yasuyuki Choh, Maira Ignacio, Maurice W. Sabelis, Arne Janssen (2012) Predator-prey role reversals, juvenile experience and adult antipredator behavior. *Scientific Reports*, 2:728. 査読有, DOI: 10.138/srep00728

Masayoshi Uefune, Yasuyuki Choh, Junichiro Abe, Kaori Shiojiri, Kota Sano, Junji Takabayashi (2012) Application of synthetic herbivore-induced plant volatiles causes increased parasitism of herbivores in the field. *Journal of Applied Entomology*, 136:561-567. 査読有, DOI: 10.1111/j.1439-0418.2011.01687.x

Yasuyuki Choh, Junji Takabayashi (2011) The role of leaf volatiles in predator

avoidance by phytophagous mites. *Journal of Plant Interactions* 6:191-192. 査読有, DOI: 10.1080/17429145.2010.543704

〔学会発表〕(計 14 件)

長 泰行, キイカブリダニにおける産卵時の血縁認識は子供間の共食いを減らす、第58回日本応用動物昆虫学会大会、高知大学、2014年3月26日~28日

角田 春香・長 泰行、エンドウヒゲナガアブラムシ食害によるソラマメの花外蜜分泌抑制にマメクロアブラムシが及ぼす影響、第58回日本応用動物昆虫学会大会、高知大学、2014年3月26日~28日

玉井 一彦・長 泰行、アブラムシのジレンマ：アブラムシの捕食回避行動に周囲パッチ上の捕食者が与える影響とその要因、第58回日本応用動物昆虫学会大会、高知大学、2014年3月26日~28日

西尾 史也・長 泰行、キイカブリダニの産卵選好性、卵生存率にハダニの網が与える影響、第58回日本応用動物昆虫学会大会、高知大学、2014年3月26日~28日

越川 絵理・長 泰行、“経験”のあるオスはしつこいセクハラをしない、第58回日本応用動物昆虫学会大会、高知大学、2014年3月26日~28日

玉井 一彦・長 泰行、アブラムシの捕食回避行動に他パッチ上の捕食者が与える影響、第32回日本動物行動学会大会、広島大学、2013年11月29日~12月1日

越川 絵理・長 泰行、交尾経験がオスのセクシャルハラスメント行動に及ぼす影響、第32回日本動物行動学会大会、広島大学、2013年11月29日~12月1日

玉井 一彦・長 泰行、アブラムシの捕食回避行動に他パッチ上の捕食者が与える影響、第57回日本応用動物昆虫学会大会、日本大学、2013年3月27日~29日

角田 春香・長 泰行、エンドウヒゲナガアブラムシによるソラマメの花外蜜分泌の抑制、第57回日本応用動物昆虫学会大会、日本大学、2013年3月27日~29日

林 正幸・長 泰行・中牟田 潔・野村 昌史、クサカゲロウはアブラムシに化学擬態する？、第57回日本応用動物昆虫学会大会、日本大学、2013年3月27日~29日

長 泰行・Maira Ignacio・Maurice W. Sabelis・Arne Janssen、目には目を歯には

歯を：カブリダニの仕返し行動、第 57 回日本応用動物昆虫学会大会、日本大学、2013 年 3 月 27 日～29 日

林 正幸・長 泰行・中牟田 潔・野村 昌史、羊の皮を被った狼？：クサカゲロウのアブラムシ捕食戦略、第 56 回日本応用動物昆虫学会大会、近畿大学、2012 年 3 月 27 日～29 日

長 泰行、エサの種間相互作用が捕食者のパッチ選択を変える、第 56 回日本応用動物昆虫学会大会、近畿大学、2012 年 3 月 27 日～29 日

長 泰行、ナミハダニは脱出先の匂いを利用して捕食回避行動をとる、第 56 回日本応用動物昆虫学会大会、近畿大学、2012 年 3 月 27 日～29 日

## 6．研究組織

### (1)研究代表者

長 泰行 (CHOH, Yasuyuki)  
千葉大学・大学院園芸学研究科・助教  
研究者番号：90595571