

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 10 日現在

機関番号：12501

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26840141

研究課題名(和文) 植食者による植物の防衛抑制が共存する節足動物群集とその相互作用に及ぼす影響

研究課題名(英文) Effects of suppression of plant defence by herbivores on arthropod communities

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

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：ソラマメの花外蜜は、それをエサとして利用するアリなどの天敵が他の植食者を排除することで間接防衛として機能する。本研究では、エンドウヒゲナガアブラムシが花外蜜の分泌を抑制するという現象を発見し、この抑制によって防衛が弱まることで、同じ植物上に他の節足動物が共存出来るかを検証した。野外試験において、花外蜜の減少はアリの誘引を弱める一方、クモやヒラタアブなどの捕食者を増加させた。植食者には影響があまり見られなかった。これは、花外蜜を利用するアリの減少は節足動物の共存を促す効果はあるものの、節足動物間で直接的・間接的な相互作用が生じたことを示唆する結果である。

研究成果の概要(英文)：Extrafloral nectar (EFN) secreted by broad bean plants functions as indirect defence against herbivores by attracting natural enemies of herbivores such as ants. In this research, I found that pea aphids reduce EFN secretion in broad bean plants, suggesting suppression of indirect plant defence. In the field, number of ants on plants with pea aphids were fewer than that on uninfested plants. Although more predators such as spiders were found on plants with pea aphids than on uninfested plants, there were no trend that a certain species of herbivores increased or decreased. From these results, I conclude that suppression of indirect plant defence affected arthropod communities but the effects might be limited.

研究分野：行動生態学

キーワード：動物-植物間相互作用 誘導反応 花外蜜 間接防衛 捕食者-被食者相互作用 群集 オランダ 国際情報交流

1. 研究開始当初の背景

植物は植食者の食害を受けると、様々な形質を変化させる誘導反応を示すことが知られている。このような反応は、防衛に関わる形質が強まる、という報告がほとんどであった。しかし、植食者が防衛形質を抑制する場合が近年報告されつつある。本研究では、予備実験によって明らかになった、エンドウヒゲナガアブラムシ(以下、エンドウヒゲナガと呼ぶ)がソラマメの花外蜜の分泌を抑制する現象に注目した。花外蜜はアリなどの捕食性天敵にとって代替餌となる一方、天敵によって植物上から植食者が排除されることから、植物の間接防衛として機能することが知られている。エンドウヒゲナガがソラマメの花外蜜を抑制した場合、アリによる排除効果が弱まり、他の節足動物が植物上に共存しやすくなることが予想される。つまり、植物の防衛が弱められることは、自然界における生物多様性の創出機構において重要な役割を果たすと考えられる。しかしながら、植食者による植物の防衛抑制に注目して、多種多様な生物の共存機構の解明に迫った研究はこれまでにない。

2. 研究の目的

(1) エンドウヒゲナガがアリを介して他の節足動物に及ぼす影響

本研究において、ソラマメ上に節足動物がエンドウヒゲナガと共存出来るかどうかは、花外蜜を利用する捕食性天敵アリに依存すると考えた。そこで、室内操作実験によってエンドウヒゲナガの食害によってソラマメの花外蜜が減少するという予備実験の結果を確認する。この減少がソラマメを訪れるアリの個体数の変化に反映されるか、アリの有無によってソラマメ上における節足動物の滞在時間に違いが生じるか、を明らかにすることを目的とする。その際、エンドウヒゲナガと野外で同所的に存在し、アリに甘露を提供する代わりに他の天敵から保護してもらう共生関係が知られるマメクロアブラムシ(以下、マメクロと呼ぶ)に食害されたソラマメを用いる。ソラマメはマメクロの食害によって花外蜜を増加させることが先行研究によって報告されている。対照区として、未被害株を用い、3種類の株間で比較を行う。

(2) エンドウヒゲナガが植物を介して他の節足動物に及ぼす影響

植食者が植物の防衛形質を抑制することを報告している先行研究では、花外蜜については報告がないものの、植物体内に含まれる防衛化学物質や植食者の天敵を誘引する揮発性化学物質が減少することが分かっている。これは、どちらも植物ホルモンの一つジャスモン酸の影響を受けるためである。花外蜜の増加にもジャスモン酸が関与すること

は先行研究によって既に知られている。そこで、ソラマメにおいても、他の防衛物質や栄養物質がエンドウヒゲナガの食害によって変化し、他種植食者の寄主植物利用に影響を及ぼすかもしれない。一方、上で述べたように、エンドウヒゲナガはマメクロと同じ植物上(例えば、カラスノエンドウ)で観察されることがあり、両者の食害は互いに植物を介して影響を及ぼし合うかもしれない。つまり、両種が同時に、あるいは交互に植物を食害した場合に、どちらの種による反応が植物に現れるのかという疑問が生じる。

本研究では、同種および他種の食害を受けたアブラムシの選好性および産子数を調べることにより花外蜜以外の形質が変化しているかどうかを検証する。また、1種あるいは2種アブラムシの食害をうけたソラマメの花外蜜分泌、を調べることで植物が複数種の植食者による攻撃に対し、どのように反応しているかを明らかにする。

(3) 野外における節足動物群集への影響

目的(1)より、エンドウヒゲナガによるソラマメの花外蜜抑制によるアリを介した他の節足動物への影響、目的(2)よりエンドウヒゲナガ食害による植物の質を介した他の節足動物への影響及び、植食者2種間で植物の誘導反応に及ぼす影響の違いが明らかになると考えられる。そこで、それらの影響が野外において実際に植物上における節足動物の共存に機能しているかどうかを検証するため、野外実験圃場においてエンドウヒゲナガ食害株と未被害株上の節足動物の種数および個体数の変化を調査する。

3. 研究の方法

(1) エンドウヒゲナガがアリを介して他の節足動物に及ぼす影響

ソラマメ1株あたり5個体ずつエンドウヒゲまたはマメクロを接種し、3日、7日後の花外蜜分泌量と花外蜜腺数を測定することで、エンドウヒゲナガによる花外蜜分泌の抑制を確認する。対照区としてアブラムシを接種しない同じサイズの未被害株を用いた。

次に、未被害株、エンドウヒゲナガ食害株、マメクロ被害株の3株をプラスチックケース(30×20×20cm)に配置し、その中央にトビロケアリのワーカー10個体放した。ソラマメ株の配置は実験の回復ごとに入れ替え、トビロケアリは回復毎に異なる個体を用いた。トビロケアリをプラスチックケースに導入してから5時間後まで1時間おきに各植物体上に滞在する個体数をカウントした。

最後に、アリが存在するかどうかで、植物上に他の節足動物が共存しやすいかどうかを調べるため、アブラムシの捕食性天敵であるナミテントウ幼虫を用いて実験を行った。上記と同様のプラスチックケースを使い、あらかじめトビロケアリのワーカー100個体

を導入しておいた。対照区には、トビイロケアリを導入しなかった。そこへ、ナミテントウ幼虫とその餌であるエンドウヒゲナガを接種したソラマメ株を導入し、2 時間後に各植物上にテントウが留まっているかどうかを調べた。

(2) エンドウヒゲナガが植物を介して他の節足動物に及ぼす影響

同種および他種の食害を受けたアブラムシの選好性および産子数

アブラムシの選好性を調べるため、直径 1.5 cm の葉片 2 枚を 2 cm 間隔で湿った脱脂綿上におき、中央にエンドウヒゲナガまたはマメクロの雌成虫を 1 個体放し、24 時間後の位置と産子数を調べた。アブラムシに与えた葉片は、どちらかのアブラムシ種 10 個体に 5 日間食害を受けたソラマメ株の未被害葉から作成し、対照区として未被害株を用意した。実際に各アブラムシの選好性を調べたのは、(i) マメクロ食害 vs エンドウヒゲナガ食害、(ii) 未被害 vs エンドウヒゲナガ食害、(iii) 未被害 vs マメクロ食害の 3 種類の選択である。

上記の 3 種類の植物の質の違いを調べるために、各植物の葉片 (直径 2 cm) 上で各アブラムシが 24 時間以内に産んだ子の数を測定した。もし、植物の質があらかじめアブラムシの食害を受けることで変化しているのであれば、産子数に違いが生じることが期待された。

1 種あるいは 2 種アブラムシの食害を受けたソラマメの花外蜜分泌

2 種アブラムシに同時に食害されたソラマメがどちらの種に対する反応を示すかをここでは調べる。エンドウヒゲナガとマメクロをそれぞれ 5 個体ずつソラマメに接種し、3 日、7 日後の花外蜜量と花外蜜腺数を測定した。対照区として、未被害株を用いた。もし、ソラマメにマメクロに対する反応が現れるのであれば花外蜜は減少しないこと、エンドウヒゲナガに対する反応が現れるのであれば減少すること、が予想された。

自然界においては、2 種の植食者が同時に侵入する可能性は低いいため、各種を順番に接種した場合の植物の反応も調べた。具体的には、エンドウヒゲナガまたはマメクロをソラマメへ各 5 個体接種し、3 日後に他種をさらに 5 個体追加し、7 日後に花外蜜の分泌量、花外蜜腺数を測定した。

(3) 野外における節足動物群集への影響

マメクロ食害株と未被害株で花外蜜の分泌量に違いがなかったことから、エンドウヒゲナガ食害株と未被害株に注目した。エンドウヒゲナガ食害株として、10 個体に 5 日間食害を受けた株を用いた。野外実験圃場にそれぞれランダムに定植し、そこで観察される節足動物の種および個体数を 2 週間にわたっ

て毎日記録した。

4. 研究成果

(1) エンドウヒゲナガがアリを介して他の節足動物に及ぼす影響

エンドウヒゲナガの食害を受けたソラマメ株は、食害から 3 日目では花外蜜の分泌量に違いはなかったものの 7 日目では、未被害株、マメクロ食害株よりも有意に少なかった。先行研究と同様にマメクロ食害株では花外蜜量が増加すると予測していたが、本研究では増加は認められなかった。これは、マメクロの初期密度や植物体の大きさの違いなどが影響した可能性が考えられる。一方、花外蜜腺数は食害から 3、7 日後ともに処理間で違いはなかった。これらのことから、エンドウヒゲナガの食害を受けることによってソラマメは蜜腺あたりの花外蜜の生産を減少させたと考えられる。これは、植食者による植物の防衛抑制について、新たな形質においても抑制が生じることを示す新規な発見である。

上記のように、エンドウヒゲナガ食害株、マメクロ食害株、未被害株で花外蜜の分泌量に違いあることが分かったので、それぞれに対するトビイロケアリの訪問個体数を調べた。その結果、エンドウヒゲナガ食害株上のトビイロケアリは他の 2 つの株よりも個体数が少なかった。これは、花外蜜量の変化に応じてアリを介した間接防衛の強さが変化することを示唆する結果である。

続いて、アリの存在によって植物上にアブラムシの捕食者であるナミテントウ幼虫がとどまるかどうかを調べた。ソラマメ周辺にトビイロケアリが存在した場合、植物上に留まることができたナミテントウ幼虫は 8 反復中 1 反復であったのに対し、アリが存在しなかった場合には 8 回中全ての反復においてナミテントウ幼虫は植物上に留まっていた。つまりナミテントウ幼虫が植物上に留まるかどうかアリの存在に大きく左右されることが示された。

これらの結果は、エンドウヒゲナガはソラマメの花外蜜を減少させるだけでなく、蜜を餌として利用するアリを介して植物上の節足動物に影響を及ぼすことを示すものである。これは植食者による植物の防衛抑制の効果が同じ植物上に存在する他の節足動物にまで波及することを示しており、生物多様性の創出機構に重要な役割を果たす可能性が示された。

2) エンドウヒゲナガが植物を介して他の節足動物に及ぼす影響

同種および他種の食害を受けたアブラムシの選好性および産子数

エンドウヒゲナガに異なる処理の葉片を選択させた場合、明確な選好性および産子選好性は見られなかった。しかし、(i) マメクロ食害 vs エンドウヒゲナガ食害では後者を

好む傾向がみられ、(ii)未被害 vs エンドウヒゲナガ食害、(iii)未被害 vs マメクロ食害ではどちらかの葉を好むという傾向はなかった。一方、マメクロも同様に強い選好性はなかったものの、(ii)未被害 vs エンドウヒゲナガ食害では後者を好む傾向が見られた。しかし、(i) マメクロ食害 vs エンドウヒゲナガ食害、(iii)未被害 vs マメクロ食害では両者を区別しなかった。

各アブラムシを上記の3種類の葉片上でそれぞれ産子させた場合、どちらの種においても違いは見られなかった。

これらの結果は、どちらのアブラムシ種も未被害株とエンドウヒゲナガ食害株では後者を好む傾向は確認されたが、産子数の結果は植物の処理間で質的な違いが無いことを示している。つまり、アブラムシは他種の存在に影響を受けることなく植物を選択し、そこで繁殖すると考えられる。本研究の結果から、エンドウヒゲナガが植物の質を介して他の節足動物に及ぼす影響は少ないことが示唆された。これは、野外においてエンドウヒゲナガ食害株と未被害株で節足動物の種や個体数に違いが見られた場合、植物の質を介した影響の可能性を排除する上で必要不可欠な成果である。

1種あるいは2種アブラムシの食害を受けたソラマメの花外蜜分泌

アブラムシ2種に同時に食害を受けた時、ソラマメは未被害株よりも3日、7日目ともに花外蜜量を減少させた。しかしながら、蜜腺数には違いがなかった。このことから、マメクロと一緒に食害している場合でも、ソラマメはエンドウヒゲナガに対する反応を示すことが明らかとなった。

各アブラムシ種に順番に食害を受けた場合(マメクロ エンドウヒゲナガ、エンドウヒゲナガ マメクロ)、花外蜜の分泌および蜜腺数は食害の順番による影響はなかった。また、未被害の場合よりも分泌量が少なかった。このことから、食害する順番に関わらずエンドウヒゲナガに対する反応がソラマメの花外蜜分泌に現れたと考えられる。

本研究の実験条件ではマメクロはソラマメの花外蜜を増加させなかったが、先行研究において他の植食者の食害時にソラマメから放出される天敵誘引物質をエンドウヒゲナガが抑制することが知られている。このことから、エンドウヒゲナガによる花外蜜分泌の抑制効果は他種の存在によって影響を受けないかもしれない。つまり、エンドウヒゲナガがいったん花外蜜をもつ植物に侵入したら、そこで他の節足動物が共存しやすくなる可能性を示唆しており、間接防衛抑制の波及効果が大きいことを示した点で意義のある成果である。

(3) 野外における節足動物群集への影響
ソラマメの花外蜜を利用するアリとして

クロヤマアリとトビイロシワアリの2種が観察された。両種とも調査期間を通じて未被害株よりもエンドウヒゲナガ食害株上で個体数が少なかった。一方、捕食性天敵であるヒラタアブ類やクモ類は、未被害株上で個体数が多かった。しかしながら、テントウ類や寄生蜂類といった天敵はどちらかの株で多く観察されることはなかった。また、圃場へのソラマメ定植後にマメアブラムシ、ソラマメヒゲナガアブラムシ、モモクロアブラムシといった他種アブラムシの侵入が確認された。なかでも、マメアブラムシはエンドウヒゲ食害株よりも未被害株上で多かった。本種は上述の室内実験で用いたマメクロに近縁で、同様にアリと共生関係をもつことが知られている。未被害株でアリが多く観察されたのは、エンドウヒゲナガ食害株における花外蜜の減少が影響を及ぼした可能性もあるが、マメアブラムシの排泄する甘露にアリが誘引された可能性も考えられた。さらに、ハダニ類やアザミウマ類といった植食性節足動物も植物上で観察されたが、個体数が少なく処理間での違いもなかった。ヒラタアブ類やクモ類といった天敵の増加によって、植物上の節足動物は捕食や忌避といった影響を受けた可能性が考えられた。

本研究によって、エンドウヒゲナガの食害を受けたソラマメ上でアリの個体数が減少する一方、一部の天敵種は個体数を増加させたことが示された。室内実験の結果から、このような個体数の変化には花外蜜の減少および、アリを介した排除効果が影響していると示唆された。植物上の節足動物の種数には変化が見られなかったものの、個体数には変化が生じ、植食者による植物の防衛抑制が同所的に存在する節足動物の個体数の多様性創出に寄与したことを示したもので、これまでに類をみない新たな機構を提示するものである。実験に用いる植物や調査の時期などを検討することによって、このような多様性創出機構の普遍性および波及効果がさらに明らかになると考えられた。

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 4件)

Yasuyuki Choh, Maurice W. Sabelis, Arne Janssen (2017) Predatory interactions between prey affect patch selection by predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71:66. 査読有, DOI: 10.1007/s00265-017-2288-2

Yasuyuki Choh, Maurice W. Sabelis, Arne Janssen (2015) Distribution and oviposition site selection by predatory mites in the presence of intraguild predators. *Experimental Applied Acarology*,

67:477-491. 査読有, DOI:
10.1007/s10493-015-9970-8

Yasuyuki Choh, Junji Takabayashi, Maurice W. Sabelis, Arne Janssen (2014) Witnessing predation can affect strength of counter-attack in phytoseiids with ontogenetic role reversal. *Animal Behaviour*, 93:9-13. 査読有, DOI: 10.1016/j.anbehav.2014.04.008

Masayuki Hayashi, Yasuyuki Choh, Kiyoshi Nakamuta, Masashi Nomura (2014) Do aphid-carcasses on the backs of larvae of green lacewing work as chemical mimicry against aphid-tending ants? *Journal of Chemical Ecology*, 40:569-576. 査読有, DOI: 10.1007/s10886-014-0451-z

〔学会発表〕(計 13 件)

長 泰行、ミカンキイロアザミウマの蛹による対捕食者反応、第 61 回日本応用動物昆虫学会大会、東京農工大学(東京都、小金井市)、2017 年 3 月 27 日~29 日

玉井 一彦・長 泰行、アブラムシによる捕食回避のための準備:採餌の中断が捕食回避に与える影響、第 61 回日本応用動物昆虫学会大会、東京農工大学(東京都、小金井市)、2017 年 3 月 27 日~29 日

齋藤 史明・長 泰行、ギルド内被食者は同じ産卵場所を選好するギルド内捕食者から卵を守るのか?、第 61 回日本応用動物昆虫学会大会、東京農工大学(東京都、小金井市)、2017 年 3 月 27 日~29 日

長 泰行、ダニ類を用いた生物間相互作用に関する行動生態学的研究、第 60 回日本応用動物昆虫学会大会、大阪府立大学(大阪府、堺市)、2016 年 3 月 26 日~29 日

長 泰行、混ぜるな危険:混食したアザミウマに対するキイカブリダニの捕食、第 60 回日本応用動物昆虫学会大会(大阪府、堺市)、大阪府立大学、2016 年 3 月 26 日~29 日

玉井 一彦・長 泰行、アブラムシの捕食回避行動に集団構成個体の違いが及ぼす影響、第 60 回日本応用動物昆虫学会大会、大阪府立大学(大阪府、堺市)、2016 年 3 月 26 日~29 日

海田 大樹・長 泰行、ハダニ被害トマトのトライコーム増加がハダニの捕食リスクに及ぼす影響、第 60 回日本応用動物昆虫学会大会、大阪府立大学(大阪府、堺市)、2016 年 3 月 26 日~29 日

長 泰行、攻めるか逃げるか?:ミカンキ

イロアザミウマの対捕食者行動、第 59 回日本応用動物昆虫学会大会、山形大学(山形県、山形市)、2015 年 3 月 26 日~28 日

玉井 一彦・長 泰行、エンドウヒゲナガアブラムシは同種が捕食された際に放出される匂いに反応して捕食回避の準備をする、第 59 回日本応用動物昆虫学会大会、山形大学(山形県、山形市)、2015 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花外蜜分泌抑制がソラムメ上の節足動物に及ぼす影響、第 59 回日本応用動物昆虫学会大会、山形大学(山形県、山形市)、2015 年 3 月 26 日~28 日

西尾 史也・長 泰行、キイカブリダニアザミウマ間の相互作用にハダニの網が与える影響、第 59 回日本応用動物昆虫学会大会、山形大学(山形県、山形市)、2015 年 3 月 26 日~28 日

海田 大樹・長 泰行、ナミハダニは食害によってトマトにトライコーム増加を誘導することで自身への捕食リスクを下げるか?、第 59 回日本応用動物昆虫学会大会、山形大学(山形県、山形市)、2015 年 3 月 26 日~28 日

Yasuyuki Choh, Maira Ignacio, Junji Takabayashi, Maurice W. Sabelis, Arne Janssen, Counterattack by predatory mites with experience with predation, XIV International congress of acarology, 京都テルサ(京都府、京都市)、2014 年 7 月 13 日~18 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