

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 28 日現在

機関番号：12501

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24310170

研究課題名(和文) 農林生態系における天敵多様性の生態系機能

研究課題名(英文) Ecosystem functioning of natural enemy in forest ecosystem

研究代表者

村上 正志 (Murakami, Masashi)

千葉大学・理学(系)研究科(研究院)・准教授

研究者番号：50312400

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、森林および草地生態系において、植物-植食者-捕食者(天敵)の各栄養段階間の相互作用により、生物多様性が維持される機構の解明を目指した。森林における、植食者群集全体から力エテ属樹木を利用するハマキホソガ(Caloptilia属)群集、そして、草地のチョウ類個体群、一方、植物の葉を利用する葉食者から木材を利用する材食者まで、対象とする群集を変えることで、植物-植食者の共進化関係から植物の餌資源としての質の変異、さらに、生息環境の構造まで、様々な要因を検討し、植食者多様性の維持機構の解明を目指した。

研究成果の概要(英文)：The main themes of this project are the evaluation of mechanisms maintaining the biodiversity of assemblage among the plant-herbivore-natural enemies at the forest and glass-land ecosystems. The mechanism of maintaining biodiversity in herbivore assemblages were examined along the gradient of herbivore guilds which are known to varied in the sensitivity to the effect of host plant species. The targeted systems were forest and glass-land ecosystems, and the scale of assemblages were varied among herbivore assemblage as a whole to the Caloptilia moths on Acer tree species, which should suitable for evaluating the mutualistic interaction between plants and herbivores and simultaneously stochastic demographic effects on the assemblages.

研究分野：群集生態学

キーワード：食物網 種多様性 森林生態系

## 1. 研究開始当初の背景

2010年我が国でCOP10が開かれ、生物多様性について社会的関心が高まった。これを、一時的なブームで終わらせないためにも、生物多様性に関する科学的な探求をすすめ、多様性保全の意義を明らかにする必要がある。多様性の意義として、本計画では、栄養段階間の相互作用に注目する。いかにして、種間の相互作用により多様性が創出・維持されるかを明らかにすることは、多様性を持つ生態系機能として、まさに、多様性を創出機能があるという、正のフィードバック機構を提示することに他ならない(Agrawal & Fishbein 2006, Ehrlich & Raven 1964 参照)。

## 2. 研究の目的

本計画では、生物多様性が担う生態系機能として、植物-植食者-寄生者群集における、生態系安定化効果の解明に取り組む。本研究では、多様性の担う生態系機能として、生物群集がもつ生態系安定化機能に注目する。自然界には、捕食者・寄生者・病原菌など様々なタイプの“天敵”が存在するが、ここではこれらの生物種全体を網羅した量的食物網を描く。天敵群集の多様性と下位栄養段階の生物種に対する捕食・寄生・感染圧の関係を解析することで、生物多様性が担う生態系機能として、天敵多様性の生態系安定化効果を評価することを目的とする。

具体的には、森林生態系と草地生態系において、植物-植食者の量的食物網の記載、さらに、菌類も含んだ天敵、および共生者を網羅的に調査し、多様性のもつ群集安定化効果の解明について、以下の4つのテーマに取り組んだ。

### 森林生態系

(1) 樹木-材食者(キクイムシ)-菌類相互作用における、樹木多様性の材食者多様性への貢献度の評価と、菌類多様性評価手法の確立(業績4、7、8)

(2) カエデ類を利用する植食者における、群集構造決定機構の解明(業績2、3)

(3) 森林林冠における植食者多様性に対する、樹木多様性の貢献度の評価(業績5、6)

### 草原生態系

(4) 草原性チョウ類メタ個体群における、移動分散方向性の決定機構(業績1)

## 3. 研究の方法

森林生態系と草地生態系を対象として、植食者を中心とした研究を行った。野外調査は、

森林生態系として天然林と人工林のモザイクが見られる東京大学秩父演習林、森林林冠部における、調査体制の整った、北海道大学苫小牧研究林、および、草地生態系として農地・森林・草原・住宅地など様々な土地利用のモザイクが見られる千葉県北部の里山谷津地域で行った。

Novotny et al. (2010) によると、葉食者や潜葉虫、材食者など植物の様々な部位を利用する植食者の中で、葉食者群集は植物の影響を最も強く受け、一方、材食者群集は最も植物の影響を受けにくいギルドとされる。本研究では、葉食者と材食者を取り上げ、これらと比較することで、植食者群集の多様性に対する植物の影響、さらに、このようなシステムに対して、天敵の影響がどのように働くかを検討する。

### (1) キクイムシ多様性

キクイムシは、樹木の幹部を利用する植食性昆虫であり、材の利用において、共生菌類を利用するという特徴を持つ。本研究では、植食者と植物の相互作用系の解明に向けて、材食者であるキクイムシ群集における、寄主植物選択性を評価するために、野外実験を実施した。材食者については、寄主植物選択性が比較的弱いとされているので、本研究では、植物の系統を広く網羅した18目の種を実験対象として用いた。

さらに、キクイムシの食樹選択性に大きく影響すると考えられる、共生菌類について、培養法を用い、分子的手法により同定を行い、共生菌-キクイムシ-植物の三者関係について、キクイムシの食樹選択性に対する共生菌の影響を解析した。

### (2) カエデ上の植食者多様性

葉食者の群集形成には寄主植物との間での共進化機構が作用している。葉食者の群集構造と、植物の特性との関係を理解することで、葉食者昆虫群集の形成機構が明らかにできると期待される。本研究で用いたカエデ属(*Acer*)は、国内で多様な種が見られ、系統的にごく近縁な種間で、それを利用する葉食性昆虫の群集構造に、どのような違いが見られるか検討可能な材料である。

本研究では、カエデ属について信頼度の高い系統樹を得ること、この系統樹を用いて、葉の性質(葉厚、縮合タンニン、総フェノール、C/N比、単位重量あたりの葉面積(SLA)、含水率)の進化過程における形質の保守性(系統学的シグナル)を検討した。さらに、樹種間での葉食性昆虫群集構造を比較する。

### (3) 林冠部における植食者多様性

上記(2)においては、系統的にごく近縁な

種間で、植食者群集を比較することで、共進化的な関係性を特定することを目的とした。一方で、植食者の膨大な多様性を理解するには、網羅的なサンプリングにより、多様性の「全体」を外挿し推定するアプローチも必要となる。本計画では、ライトトラップを用いた鱗翅目成虫群集および林冠部における鱗翅目幼虫の集中的なサンプリングによるデータセットを用いて、群集構造に影響する要因の特定を目指す。さらに、幼虫については寄生蜂を含めた量的食物網を描いている。

#### (4) 草原におけるメタ個体群動態

群集構造に影響する要因として、パッチ間での分散制限は極めて重要である (Hanski 1994, Hubbell 2001)。本研究では、移動分散の程度を制限する要因として、パッチ間の質の違いの効果を検出することを目的とした。千葉県北部の草地に生息するジャノメチョウ (*Minois dryas*; 絶滅危惧II類) を対象として、個体ベースでの移動の状況を調査した。

#### 4. 研究成果

(1) 実験結果から、植物の影響が弱いとされる材食者の群集構造についても、目レベルで植物の系統関係に沿った群集構造の経度が観られ、植物系統の影響を受けていることが示された。さらに、キクイムシの材への潜行状況を詳細に観察することで、植物の抵抗性、および、菌類による材の質の改変が、キクイムシの選好性に与える影響が評価された。ここでは、材の腐朽に伴って、植物からの抵抗性が減少しキクイムシの選好性は弱まる。一方で、菌類の定着により、材への選好性が高まるが、菌類の狭いホスト幅により、キクイムシのホスト幅も狭くなり、その結果、系統関係による群集構造の傾度は観測できなくなる。

これらの要因を考慮して、日本におけるキクイムシ種数を外挿した結果、未だにかなりの過小評価となった (図2)。つまり、本研究で検討していない、その他の要因の検討が必要であることがされる。

(2) 野外調査から 293 種の葉食性昆虫が得られた。一般化線型モデルによる解析の結果、植食者多様性と調査標高の間に正の相関が示された。また、葉の質として、葉厚と葉食者の種数に正の相関があることが示された。一方、寄主植物の分岐年代および近縁種の多様性は葉食者の多様性に影響がなかった。一方、カエデ属樹木の種間での葉食者群集の多様性と、植物種の特性的違いの関係を解析した結果、多様性とカエデ属種間の系統的距離に正の相関があることが示され、寄主植物が近縁であるほど植食性昆虫群集の類似度が高

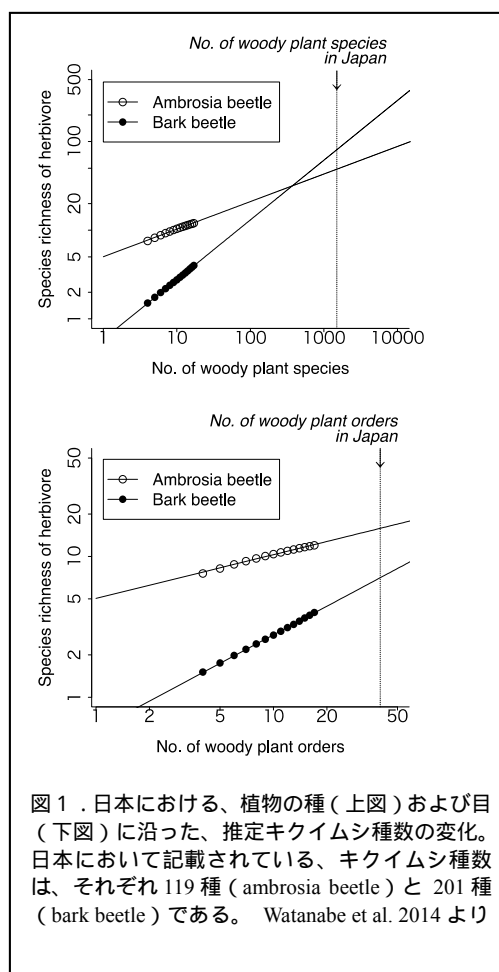


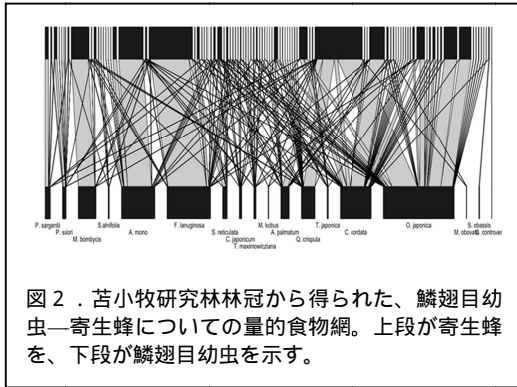
図1. 日本における、植物の種 (上図) および目 (下図) に沿った、推定キクイムシ種数の変化。日本において記載されている、キクイムシ種数は、それぞれ 119 種 (ambrosia beetle) と 201 種 (bark beetle) である。 Watanabe et al. 2014 より

いことが明らかとなった。これらの結果から、葉食性昆虫の群集形成に、寄主植物の葉の質、分布 (標高) そして、進化履歴が影響することが明らかになった。

さらに、ハマキホソガ類 (*Caloptilia* 属) について、各種個体数にカエデ種間の系統の影響を見ることができた。これは、植食者のパフォーマンスが植物系統に直接影響を受けていることを示し、植物と植食者間での共進化の可能性を示唆するものである。

(3) ライトトラップで採集された鱗翅目成虫群集の種個体数関係について、様々な群集モデル (Hubbell の中立モデル; Hubbell 2001、折れ棒モデル; MacArthur 1957、べき乗則) をあてはめたところ、中立モデルのあてはまりが最も良かった。これは、中立モデルを帰無モデルとして用いることの有効性を示すものであり、今後、このモデルに、様々な生態的に意味のある要因を加味することで、それぞれの要因の効果を検証できるものと期待できる。

一方、林冠部で網羅的に採取した鱗翅目幼虫について、これを飼育することで寄生蜂も含めた量的食物網を描いた (図2)。この量的食物網の解析については、現在進行中である。



(4) 標識再補による調査の結果、ジャノメチヨウの草地間の頻繁な移動が観察され、この移動性にパッチ間の方向性が見られたことから、草地の質に変異があることが確かめられた。さらに、これらの質には、花蜜原となる植物の有無、および草地周辺が森林で囲まれていることが関係することが示された。このような結果は、メタ個体群構造をもつ、生物種個体群において、その存続性について、それぞれのメタ個体群の機能（個体群全体の存続性への貢献度）に違いがあることを示すものである。

これらの結果から、生物群集における栄養段階間での相互作用に関して、いくつかの重要な視点がえられたと考える。従来から指摘されている視点であるが、まず第一に、移動分散といった機会的な要因と、生息環境、餌資源といった決定論的ないわゆる「ニッチ」とされる要因が階層的に作用する様子が見られた。さらに、群集構造に影響する資源軸として、生物各種の系統関係が極めて有効であることが示された。植食性昆虫に関して、その植物から受ける影響の傾度が知られている、各ギルドについて、その影響が確かめられたことから、系統に沿った形質の連続的な変化が、植物とそれを利用する生物の関係性を形作っていることが明らかとなった。

しかし、本計画の大きな柱であった、「天敵」群集の機能については、十分に明らかにできなかったとは言えない。いくつかの系については、天敵を含めた、量的食物網を構築しており、これを基にさらに解析を含め、群集構造決定機構としての、トップダウン、ボトムアップ両方向からの作用を網羅的に記述し、その機能を明らかにしていく必要があるだろう。

#### <引用文献>

Agrawal A & Fishbein M (2006) Plant defense syndromes. *Ecology*, 87, S132–149.

Ehrlich P & Raven P (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.

Hanski I (1994) A practical model of metapopulation dynamics. *J Anim Ecol* 63:151–162.

Hubbell S (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (Princeton Univ Press, Princeton).

MacArthur RH (1957) On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43, 293–295.

Novotny V, et al. (2010) Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 79, 1193–1203.

#### 5 . 主な発表論文等

[ 雑誌論文 ] ( 計 13 件 )

1. Akeboshi A, Takagi S, Murakami M, Hasegawa M, & Miyashita T (2015) A forest–grassland boundary enhances patch quality for a grassland-dwelling butterfly as revealed by dispersal processes. *Journal of Insect Conservation*. 19: 15–24. ( 査読あり )

2. Kusumoto D, Masuya H, Hirao T, Goto H, Hamaguchi K, Chou W, Suasa-ard W, Buranapanichpan S, Uraichuen S, Kern-asa O, Sanguansub S, Panmongkol A, Pham QT, Kahono S, Sudiana IM, Kamata N (2015) Comparison of sapwood discoloration in Fagaceae trees after inoculation with isolates of *Raffaelea quercivora*, cause of mass mortality of Japanese oak trees, *Plant Disease*, 99: 225–230. ( 査読あり )

3. Matthew L. Forister, et al. (M. Murakami) (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 442–447. ( 査読あり )

4. Nakadai, R, & Murakami, M (2015). Patterns of host utilisation by herbivore assemblages of the genus *Caloptilia* (Lepidoptera; Gracillariidae) on congeneric maple tree (*Acer*) species. *Ecological Entomology*, 40(1), 14–21. ( 査読あり )

5. Nakadai R, Murakami M & Hirao T (2014) Effects of phylogeny, leaf traits, and the altitudinal distribution of host plants on herbivore assemblages on congeneric *Acer* species, *Oecologia*. 175: 1237–1245. ( 査読あり )

6. Watanabe K, Murakami M, Hirao T, & Kamata N (2014) Species diversity estimation of ambrosia and bark beetles in temperate mixed forests in

Japan based on host phylogeny and specificity.  
Ecological Research 29: 299-307. ( 査読あり )

7. Hirao, T., Murakami, M., Kubota, Y. (2013),  
Species abundance distributions of moth and  
beetle assemblages in a cool-temperate deciduous  
forest. Insect Conservation and Diversity 6:  
494–501. doi: 10.1111/icad.12006 ( 査読あり )

8. S Sanguansub, H Goto, N Kamata (2012) Guild  
structure of ambrosia beetles attacking a  
deciduous oak tree (*Quercus serrata*) in relation  
to wood oldness and seasonality in three locations  
in the Central Japan , Entomological Science, 15:  
42-55. ( 査読あり )

[ 学会発表 ] ( 計 5 件 )

1 . Okamura Y, Murakami M (October 12-15,  
2014) The effects of deviation of glucosinolate  
profiles in plant defense syndromes on herbivores.  
The 3rd International Glucosinolate Conference  
(Univ. Wageningen, Netherlands)

2 . 渡邊謙二, 村上正志, 平尾聡秀, 鎌田直人  
(2013 年 3 月 19-22 日) 植物の進化履歴が材食  
性昆虫のホスト特異性に与える影響 . 日本生  
態学会 ( 広島、広島国際会議場 )

3 . 中臺亮介, 村上正志 (2013 年 3 月 19-22  
日)カエデ属を利用する葉食性昆虫の群集構  
造解析 . 日本生態学会 ( 広島、広島国際会議  
場 )

4 . サイハンナ, 村上正志 (2013 年 3 月 19-22  
日)日本産樹木機能特性の地理的及び系統的  
パターン解析 . 日本生態学会 ( 広島、広島国  
際会議場 )

5 . 岡村悠, 村上正志 (2013 年 3 月 19-22 日)  
アブラナ科草本 - モンシロチョウ亜科チヨ  
ウ類の共進化関係 . 日本生態学会 ( 広島、広  
島国際会議場 )

## 6 . 研究組織

### (1)研究代表者

村上 正志 ( Masashi Murakami )  
千葉大学・大学院理学研究科・准教授  
研究者番号 : 50312400

### (2)研究分担者

鎌田 直人 ( Naoto Kamata )  
東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授  
研究者番号 : 90303255

久保田 康裕 ( Yasuhiro Kubota )  
琉球大学・理学部・准教授

研究者番号 : 50295234

平尾 聡秀 ( Toshihide Hirao )  
東京大学・大学院農学生命科学研究科・講師  
研究者番号 : 90598210