

機関番号：14301

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2008～2010

課題番号：20370010

研究課題名（和文） 間接相互作用網：生物間相互作用ネットワークの解明への新たなアプローチ

研究課題名（英文） Indirect interaction webs: a new approach exploring networks of interacting species

研究代表者

大串 隆之 (OHGUSHI TAKAYUKI)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：10203746

研究成果の概要（和文）：植物の形質変化を介する間接効果が、生物群集の構造、群集メンバーの形質進化に果たす役割を解明するために種々の野外実験を行った。この結果、（1）植食者による食害が、植食者と捕食者の種多様性、個体数、群集構造を変えること、（2）植物の形質変化は、季節的に棲み分けている群集にボトムアップ栄養カスケードを生じさせること、（3）ヤナギルリハムシの新葉に対する選好性がヤナギの再成長の程度に依存しており、短期間で進化すること、が明らかになった。

研究成果の概要（英文）：Using field experiments, we investigated how trait-mediated indirect effects of plants influence diversity, abundance, and structure of arthropod communities, and how these effects in turn promote the trait evolution of community members. We obtained following important findings in terms of evolution-community feedbacks: (1) changes in plant traits due to herbivore attack greatly altered species diversity, relative abundance, and community composition of herbivores and predators, (2) herbivore-induced trait change initiated bottom-up trophic cascades in a temporally-separated community, (3) the preference of willow leaf beetle to new leaves largely depends on the strength of secondary growth following herbivory, and this new leaf preference suggests rapid trait evolution.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	4,200,000	1,260,000	5,460,000
2009年度	3,800,000	1,140,000	4,940,000
2010年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
年度			
年度			
総計	13,200,000	3,960,000	17,160,000

研究分野：生態学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：生態学、生物群集、間接相互作用

## 1. 研究開始当初の背景

生物多様性は、生物群集の中で多様な種が直接的・間接的に影響しあうネットワークによって生み出される。従来、生態系における相互作用ネットワークは、食う食われる関係に基づく食物網理論により論議されてきた。しかし、近年、生物群集は栄養関係だけでなく、多くの非栄養関係と間接相互関係から成り立っており、これらの関係が群集構造の決定に重要であるとの認識が急速に広がっている。このことは、非栄養関係と間接相互作用を無視して生物多様性を理解することの限界を示している。われわれは、植物の被食に反応する形質変化によって生み出される相互作用ネットワークに着目することで、この問題を克服した。具体的には、植物を利用する生物が誘導する植物形質の変化が、新たな相互作用ネットワークを作り出すという、栄養段階を通したフィードバック効果に基づく「間接相互作用網」の提唱である。これは、生物群集の相互作用ネットワークに、非栄養関係と形質を介在する間接効果を重要な要素として組み込むという考え方である。これにより、食物網研究では扱えなかった生物間相互作用を明らかにしただけでなく、植物の形質変化に伴うニッチ創出効果による生物群集の成立過程と種および相互作用の多様化のメカニズムを解明するための研究アプローチを世界に先駆けて提出した。

## 2. 研究の目的

本研究の目的は、間接相互作用網アプローチに基づき、非栄養関係と間接効果による生物群集の組織化のメカニズムの解明と、植物の表現型可塑性が生物群集および生態系のダイナミクスと安定性に果たす役割の理解を通して、生物多様性研究の新たなアプローチの有

効性を示すことである。特に、フィールドと室内での操作実験を組み合わせた実証研究とその成果を取り込んだ理論研究によって、生物間相互作用ネットワークが種および相互作用の多様化に果たす役割を、新たな視点から解明する研究アプローチを確立する。

## 3. 研究の方法

ヤナギ（木本植物）とセイタカアワダチソウおよびダイズ（草本植物）を対象として、植物形質の変化を介した間接相互作用網の実態を明らかにする。各植物上の節足動物の個体数を調査し、群集構造を明らかにする。昆虫の被食による植物形質（二次代謝物質・揮発性成分・含水率・窒素含量・再生長など）の変化を操作実験により評価する。植食者および捕食者についても窒素含量を測定する。これらの形質の時間的・空間的变化と昆虫群集構造の関係を解析する。植食性昆虫ギルドがネットワーク構造をどのように変えるか、さらにその影響が捕食者群集に波及するかについて、野外での操作実験により評価する。また、揮発性の情報化学物質のヤナギ上の相互作用ネットワーク形成における役割について、化学生態学的手法で評価する。植物形質の表現型可塑性の地理的変異とそれが相互作用ネットワーク形成に果たす役割を明らかにするために、複数の場所でのヤナギの補償成長の大きさがヤナギリハムシの寄主選好性の違いと他種に与える間接効果について調査する。間接相互作用網の特徴を組み込んだ理論を構築し、食物網構造との比較で得られた間接相互作用網に特有の構造的特徴が群集動態に与える影響を明らかにする。これらの結果に基づき、生物間相互作用ネットワークが生物群集の構成と生物多様性の創出と維持に果たす役割を解明する研究アプローチを確立する。

#### 4. 研究成果

「間接相互作用網アプローチ」の確立を目指して、微生物-植物-昆虫の相互作用ネットワーク、地上部と地下部の相互作用、間接相互作用を介した陸上生態系の窒素動態の新たな経路、植食者および捕食者群集の多様性を生み出すボトムアップ栄養カスケード、群集メンバーの形質進化、などの生態学の主要課題に対する植物の表現型可塑性の役割についての解明に取り組み、以下の結果を得た。

(1) ボトムアップ栄養カスケードについては、ヤナギに対するコウモリガの幼虫の食害、アワダチソウに対するアブラムシの食害、ダイズに対する根粒菌の共生による植物の形質の変化が、各植物上の植食者と捕食者の種多様性、個体数、群集構造を大きく変えることを明らかにした。ヤナギの被食による再成長に対する植食者の反応は、ジェネラリストとスペシャリストで異なっていた。また、セイタカアワダチソウでは、春と秋の昆虫群集の種組成は大きく異なっていたにもかかわらず、春に出現するアブラムシの食害によって、秋の群集にボトムアップ栄養カスケードが働くことが分かった。

(2) ヤナギルリハムシ成虫の新葉に対する選好性は地域個体群で大きく異なっていた。この新葉に対する選好性はヤナギの再成長の程度に依存しており、室内での人為選択実験により、短期間で進化することがわかった。

(3) ジャヤナギの生長量は遺伝子型と表現型可塑性によって決定されていたが、二次生長量については遺伝子型による効果はなかった。遺伝子型の効果は生長量の40%を説明することができ、成長量に対して遺伝子型が重要な効果をもっていた。切葉個体の落葉の分解速度は切葉しなかった個体より遅くなった。一方、落葉の分解速度には遺伝子型の

効果は検出されなかった。このことから、分解過程における植物の効果は、遺伝子型よりも表現型可塑性の効果が強いことが示唆された。

(4) 外来昆虫のアブラムシとグンバイムシの密度は、日本および北米のセイタカアワダチソウの遺伝子型によって大きく異なっていた。さらに、北米と日本のアワダチソウを、日本の実験圃場に移植してアブラムシ接種実験を行ったところ、アブラムシの密度と成長率は北米に比べて日本で高く、植物のクローンによってアブラムシの密度は異なった。しかし、野外とケージ内の植物上のアブラムシ密度には相関がなかった。また、アブラムシの捕食者や寄生者の密度がクローン間で異なったことから、捕食・寄生と植物の遺伝子型の交互作用がアブラムシの密度に影響することが示唆された。

(5) ヤナギ個体間で揮発性物質を介した誘導防衛に関わる化学的コミュニケーションがあることが明らかになった。さらに、エンドウヒゲナガアブラムシの寄生蜂であるエルビアブラバチの植物揮発性成分に対する学習行動には特異的な嗅覚応答を確立していることがわかった。

本研究の成果は、すでに40編の英文論文として優れた国際誌 (Proceedings of the Royal Society, Ecology Letters, Ecology, Journal of Animal Ecology, Oikos, American Naturalist, Physiological Ecology, Entomologia Experimentalis et Applicata, Journal of Theoretical Biology, Journal of Chemical Ecology, Ecological Entomology, Botany, Population Ecology, Journal of Plant Interactions) に公表した。さらに、「間接相互作用網アプローチ」に関するシンポジウムを生態学会で行い、その内容を4編

の総説にまとめ、Population Ecologyに特集として掲載した。これに加えて、著書 22 編を出版し、現在 10 編以上の原著論文を準備中である。また、研究成果に基づいた 3 編の英文総説と南アフリカで行われた国際昆虫学会のシンポジウムに基づき、理論・実証研究を総合した英文教科書が刊行予定である。

#### 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 40 件)

- ① Kagata, H. & Ohgushi, T. (2011) Ingestion and excretion of nitrogen by larvae of a cabbage armyworm: the effects of fertilization application. *Forest and Agricultural Entomology*, Vol. 13, pp. 143-148. 査読有
- ② Ohgushi, T., Ando, Y., Utsumi, S. & Craig, T.P. (2011) Indirect interaction webs on tall goldenrod: community consequences of herbivore-induced phenotypes and genetic variation of plants. *Journal of Plant Interactions*, Vol. 6, pp. 147-150. 査読有
- ③ Katayama, N., Zhang, Z.O. & Ohgushi, T. (2011) Community-wide effects of belowground rhizobia on aboveground arthropods. *Ecological Entomology*, Vol. 36, pp. 43-51. 査読有
- ④ Katayama, N., Zhang, Z.O. & Ohgushi, T. (2011) Community-wide effects of belowground rhizobia on aboveground arthropods. *Ecological Entomology*, Vol. 36, pp. 43-51. 査読有
- ⑤ Mandour, N S., Kainoh, Y., Ozawa, R., Uefune, M. & Takabayashi, J. (2011) Effects of time after last herbivory on

the attraction of corn plants infested with common arymworms to a parasitic wasp *Cotesia kariyai*. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 37, pp. 267-272. 査読有

- ⑥ Yamauchi, A., Nishida, T. & Ohgushi, T. (2011) Mathematical model of colonization process of mycorrhizal plants: effect of interaction between plants with fungi. *Journal of Plant Interactions*, Vol. 6, pp. 129-132. 査読有
- ⑦ Nishida, T., Katayama, N., Izumi, N. & Ohgushi, T. (2010) Arbuscular mycorrhizal fungi species-specifically affect induced plant responses to a spider mite. *Population Ecology*, Vol. 52, pp. 507-515. 査読有
- ⑧ Katayama, N., Nishida, T., Zhang, Z.Q. & Ohgushi, T. (2010) Belowground microbial symbiont enhances plant susceptibility to a spider mite through change in soybean leaf quality. *Population Ecology*, Vol. 52, pp. 499-506. 査読有
- ⑨ Ando, Y., Utsumi, S. & Ohgushi, T. (2010) Community structure of insect herbivores on introduced and native *Solidago* plants in Japan. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Vol. 136, pp. 174-183. 査読有
- ⑩ Choh, Y., Uefune, M. & Takabayashi, J. (2010) Predation-related odours reduce the oviposition of herbivorous mites. *Experimental and Applied Acarology*, Vol. 50, pp. 1-8. 査読有
- ⑪ Yoneya, K., Ozawa, R. & Takabayashi, J. (2010) Specialist leaf beetle larvae use volatiles from willow leaves infested by conspecifics to find suitable resources in a tree. *Journal of Chemical Ecology*,

Vol. 31, pp. 671-679. 査読有

⑫ Choh, Y., Ozawa, R. & Takabayashi, J. (2010) Predator avoidance of phytophagous mites in response to the presence of herbivores on a neighbouring patch. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 36, pp. 614-619. 査読有

⑬ Takahashi, D. & Yamauchi, A. (2010) Optimal defense schedule of annual plants against seasonal herbivores. *The American Naturalist*, Vol. 175, pp. 538-550. 査読有

⑭ Utsumi, S. & Ohgushi, T. (2009) Community-wide impacts of herbivore-induced plant regrowth on arthropods in a multi-willow species system. *Oikos*, Vol. 118, pp. 1805-1815. 査読有

⑮ Kishida, O., Trussell, G. C., Nishimura, K. & Ohgushi, T. (2009) Inducible defenses in prey intensify predator cannibalism. *Ecology*, Vol. 90, pp. 3150-3158. 査読有

⑯ Yamauchi, A., Nishida, T. & Ohgushi, T. (2009) Stochastic tunneling in the colonization of mutualistic organisms: primary succession by mycorrhizal plants. *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 261, pp. 74-82. 査読有

⑰ Utsumi, S., Ando, Y. & Ohgushi, T. (2009) Evolution of feeding preference in a leaf beetle: the importance of phenotypic plasticity of a host plant. *Ecology Letters*, Vol. 12, pp. 920-929. 査読有

⑱ Utsumi, S., Nakamura, M. & Ohgushi, T. (2009) Community consequences of herbivore-induced bottom-up trophic cascades: the importance of resource heterogeneity. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 78, pp. 953-963. 査読有

⑲ Nishida, T., Izumi, N., Katayama, N. & Ohgushi, T. (2009) Short-term response of arbuscular mycorrhizal association to spider mite herbivory. *Population Ecology*, Vol. 51, pp. 329-334. 査読有

⑳ Nakazawa, T., Ohgushi, T. & Yamamura, N. (2009) Resource-dependent reproductive adjustment and the stability of consumer-resource dynamics. *Population Ecology*, Vol. 51, pp. 105-113. 査読有

㉑ Yoneya, K., Kugimiya, S. & Takabayashi, J. (2009) Do adult leaf beetles (*Plagioderma versicolora*) discriminate between odours from intact and leaf-beetle infested willow shoots? *Journal of Plant Interactions*, Vol. 4, pp. 93-99. 査読有

㉒ Yoneya, K., Kugimiya, S. & Takabayashi, J. (2009) Can herbivore-induced volatiles inform predatory insects about the most suitable stage of its prey? *Physiological Entomology*, Vol. 34, pp. 379-386. 査読有

㉓ Ohgushi, T. (2008) Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Vol. 128, pp. 217-229. 査読有

㉔ Ando, Y. & Ohgushi, T. (2008) Ant and plant-mediated indirect effects induced by aphid colonization on herbivorous insects on tall goldenrod. *Population Ecology*, Vol. 50, pp. 181-189. 査読有

㉕ Utsumi, S. & Ohgushi, T. (2008) Host plant variation in plant-mediated indirect effects: moth boring-induced susceptibility of willows to a specialist leaf beetle. *Ecological Entomology*, Vol. 33, pp. 250-260. 査読有

②⑥ Etterson, J. R., Delf, D. E., Craig, T. P., Ando, Y. & Ohgushi, T. (2008) Parallel patterns of clinal variation in *Solidago altissima* in its native range in central USA and its invasive range in Japan. *Botany*, Vol. 86, pp. 91-97. 査読有

[学会発表] (計 27 件)

① 大串隆之、「Linking genome to ecosystem」個体群生態学会、2009 年 10 月 18 日、同志社大学寒梅館

[図書] (計 22 件)

① 大串隆之・近藤倫生・椿宜高 (2009) 『シリーズ 群集生態学 6：新たな保全と管理を考える』, 207. 京都大学学術出版会

② 大串隆之・近藤倫生・難波利幸 (2009) 『シリーズ 群集生態学 3：生物間ネットワークを紐とく』, 322. 京都大学学術出版会

③ 大串隆之 (2009) 食物網から間接相互作用網へ. 『シリーズ 群集生態学 3：生物間ネットワークを紐とく』 (大串隆之・近藤倫生・難波利幸編), pp. 151-184, 京都大学学術出版会

④ 大串隆之・近藤倫生・吉田丈人 (2009) 『シリーズ 群集生態学 2：進化生物学からせまる』, 322. 京都大学学術出版会

⑤ 石原道博・大串隆之 (2009) 適応と生物群集をむすぶ間接相互作用. 『シリーズ 群集生態学 2：進化生物学からせまる』 (大串隆之・近藤倫生・吉田丈人編), pp. 41-63, 京都大学学術出版会

⑥ 大串隆之・近藤倫生・野田隆史 (2008) 『シリーズ 群集生態学 5：メタ群集と空間スケール』, 185. 京都大学学術出版会

⑦ 大串隆之・近藤倫生・仲岡雅裕 (2008) 『シリーズ 群集生態学 4：生態系と群集をむすぶ』, 247. 京都大学学術出版会

[その他]

ホームページ等

<http://www.ecology.kyoto-u.ac.jp/~ohgushi/index.html>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

大串 隆之 (OHGUSHI TAKAYUKI)  
京都大学・生態学研究センター・教授  
研究者番号：10203746

### (2) 研究分担者

高林 純示 (TAKABAYASHI JUNJI)  
京都大学・生態学研究センター・教授  
研究者番号：10197197  
山内 淳 (YAMAUCHI ATSUSHI)  
京都大学・生態学研究センター・教授  
研究者番号：40270904

### (3) 連携研究者

( 0 )

研究者番号：