

研究集会

「間接相互作用網：生態系相互作用ネットワークを探る」



日時：2004年3月17日－18日

場所：京大大学生態学研究センター第2講義室

主催：文部科学省科学研究費基盤研究A

「食物連鎖理論の新展開：生物多様性を促進するフィードバック・ループ」

【プログラム】

3月17日（水曜日）9:00-17:15

(1) 9:00-9:45 大串隆之（京都大学生態学研究センター）

「間接相互作用網とは何か？」

(2) 9:45-10:30 上田明良（森林総合研究所北海道支所）

「シカの採食がミヤコザサにゴールを形成するタマバエとその寄生蜂に与える間接効果」

10:30-10:45 休憩

(3) 10:45-11:30 中村誠宏（京都大学生態学研究センター）

「ゴール形成により生じるプラスの間接効果：質の高い食物資源の供給」

(4) 11:30-12:15 内海俊介（京都大学生態学研究センター）

「穿孔性昆虫が植食性昆虫に与える間接効果とその強度の違い：介在植物ヤナギ3種間での比較」

12:15-13:15 昼食

(5) 13:15-14:00 石原道博（大阪女子大学理学部）

「ヤナギルリハムシの生活史と個体群動態を変化させるヤナギの質を介したヤナギグンバイと攪乱からの間接効果」

(6) 14:00-14:45 安東義乃（京都大学生態学研究センター）

「セイタカアワダチソウ上の昆虫群集構造に与えるアブラムシの間接効果」

(7) 14:45-15:30 金子修治（静岡県病虫害防除所）

「アブラムシ-アリ共生系が作り出す相互作用網」

15:30-15:45 休憩

(8) 15:45-16:30 高林純示（京都大学生態学研究センター）

「植物の匂いを介した間接防衛 –Talking plants 再訪?–」

(9) 16:30-17:15 西田隆義・本間淳・岡田陽介（京都大学農学部・昆虫生態）
「捕食リスクに対応した柔軟な捕食回避策がもたらす天敵-被食者系の安定性」

18:30- 懇親会

3月18日（木） 9:00-15:00

(10) 9:00-9:45 藤田昇（京都大学生態学研究センター）
「モンゴル遊牧草原生態系における相互作用と間接効果」

(11) 9:45-10:30 山内淳・山村則男（京都大学生態学研究センター）
「植食圧が植物の成長を促進する：Grazing optimization と植物の最適フェノロジー」

10:30-10:45 休憩

(12) 10:45-11:30 仲岡雅裕（千葉大学理学部）・堀正和（東京大学農学部）
「海草藻場における植食者を通じた間接効果」

(13) 11:30-12:15 堀正和（東京大学農学部）・野田隆史（北海道大学水産学部）
「岩礁潮間帯における間接効果研究：近年の動向と課題」

12:15-13:15 昼食

(14) 13:15-14:00 宮下直（東京大学農学部）
「Niche construction と生物間相互作用：食物連鎖研究との統合を目指して」

(15) 14:00-15:00 総合討論

間接相互作用網とは何か？

大串 隆之（京都大学生態学研究センター）

地球上に生息している 1000 万種以上もの生物は、決して単独で暮らしているわけではない。被食—捕食関係、競争関係、共生関係などさまざまな形で互いに影響を及ぼしあっている。生物間の相互関係は、このような 2 種間の直接的なものだけではない。それ以上に普遍的に生じている間接効果によって生み出される関係がある。この間接的相互作用は長年気づかれずにいたが、近年、生態系の構造を形作る要因として、その重要性が注目されている。しかし、実態の把握に関しては、直接的な作用に比べるとはるかに遅れている。

生物多様性は、種の多様化とそれらの相互作用によって生み出されていることは言うまでもない。このため、生態系相互作用ネットワークの構造を明らかにすることが、生物多様性を理解するための第一歩である。相互作用のネットワークは、これまで、直接的な被食—捕食関係を基にした食物網で捉えられてきた。この結果、競争関係や共生関係などそれ以外の多くの関係が、この網の目から抜け落ちることになった。食物網が明らかにしてきたのは、生態系相互作用ネットワークの枠組みのごく一部なのである。生物多様性の理解には、これまで見過ごされてきた、これらの関係や間接効果を新たに組み込まねばならない。ここでは、それを「間接相互作用網」とよぶ。陸上生態系に最も特徴的なことは、この間接相互作用網が植物の変化を介した間接効果によって生じていることである。

陸上生態系の食物連鎖は、(1) 捕食者と植食者の食う食われる関係(捕食)と(2) 植食者と植物の食う食われる関係(植食)からなり立っている。従来の生態学は、主に捕食に焦点をあて、栄養段階間の相互作用の理論を築いてきた。ところが、同じ食う食われる関係であっても、植食は捕食とはその様相が全く異なる。植物は植食者に食べられてもほとんど死ぬことはないが、誘導防御反応や補償作用により質や形態が変化する。つまり、植物が食べられるということは、死ぬことではなく、変わることなのである。この植物の形質の変化による間接効果が、植食者間に新たな相互作用の連鎖を生み出す基盤であり、これが相互作用の中でも最も普遍的な植食の意義なのである。

本研究集会では、種々の間接効果によって生じる生態系相互作用ネットワークの実態を、陸域から水域にわたる生態系で比較検討することにより、この新たな分野の展望を探っていきたい。

シカの採食がミヤコザサにゴールを形成するタマバエと

その寄生蜂に与える間接効果

上田 明良（森林総合研究所北海道支所）

森林総合研究所関西支所では、シカによる樹木実生の採食および針葉樹成木の樹皮剥ぎが原因で森林の衰退が進んでいる大台ヶ原において、1997年からシカ、ネズミ、ミヤコザサ（以下ササと呼ぶ）をコントロールした試験区を設け、それぞれと樹木実生、ササ、節足動物、菌根菌、土壌の物理・化学性との相互作用を研究している。そして、その結果をモデル化して、生物多様性を維持できる森林の回復手法の提案を行っている。演者は、ササの桿に大豆型のゴールを形成する未同定のタマバエの1種（Oligotrophini族：以下タマバエと呼ぶ）とこれに寄生する未同定の2種の寄生蜂（ヒメコバチ科の *Pediobius* sp.（以下寄生蜂Aと呼ぶ）とオナガコバチ科の *Torymus* sp.（以下寄生蜂Bと呼ぶ））がシカの採食によって受ける間接効果を調査してきた。タマバエは4月下旬～5月下旬に、寄生蜂2種は6月下旬～7月下旬に出現する。

シカの採食はササのサイズ（桿長、葉長、桿の太さ）と現存量を減少させるが、桿密度を増加させる。シカ除去柵内外におけるササの定面積サンプリング調査では、面積あたりと桿あたりの両方において、シカあり区（シカ柵外）の方が、ゴール数、部屋数（ゴール長軸中央に幼虫室が1～8室ならぶ）、虫のいる部屋数、寄生蜂A幼虫数（個体数/部屋数=0.34）のいずれもが有意に多かった。また、タマバエ生残数（同0.11）は、シカあり区で有意ではないが多かった。寄生蜂B幼虫数（同0.10）は面積あたりがシカあり区で有意に多かった。これらの結果は、シカの採食がタマバエ生残数、寄生蜂AとB幼虫数のいずれにも有利に働いていることを暗示した。しかし、単に母数（初期タマバエ数）がシカあり区で多いために生じた可能性があった。

そこで、シカ除去柵内外でほぼ同数のゴールを採集して調査したところ、シカなし区でゴールのサイズが大きく、ゴールあたり部屋数が多かったことから、ブルーサイズはシカなし区の方が大きいと考えられた。タマバエ生残数および各部屋の幅もシカなし区で大きかった。これら結果はシカなし区にゴールを形成する方が有利であることを示唆し、これは現在の状況に矛盾していた。被寄生以外の要因による幼虫の死亡が原因と考えられる空室数は、シカなし区が多かった。これはシカなし区の大きなササではゴールが形成しにくいために生じた可能性がある。これが事実であれば、ゴール形成率の差はタマバエの産卵選好性にも影響するであろう。今後これらを明らかにして、矛盾が生じている理由を解明する必要がある。寄生蜂Aはシカあり区で多く、シカなし区では幅の小さなゴールに集中していた。寄生蜂A

は産卵管が短いことから、大きなゴール内にいる寄主には産卵できないことが原因と考えられた。寄生蜂Bは逆にシカなし区で多く、ゴールの幅に関係なくみられた。シカあり区で少ない原因は、寄生蜂Aとの競争が激しいためと考えられた。以上のように、シカの採食は、その間接効果で寄生蜂Aに有利に働く。これが、現在の大台ヶ原において寄生蜂Aが多い原因となっていると考えられる。

ゴール形成により生じるプラスの間接効果

—質の高い食物資源の供給—

中村 誠宏（京都大学生態学研究センター）

植食者に食べられると植物は質的・量的に大きく変化することが分かってきた。この被食後の植物の変化として、これまで、二次代謝物質の生産・トリコームの生産・葉の硬化など、誘導防御反応に注目が集まっていた。したがって、ある植食者が植物を介して別の植食者にマイナスの間接効果を与えることを検出した研究報告が非常に多い。ところが、被食に対する植物の反応は、実は様々である。たとえば、植食者が頂芽を被食したとき、植物の中のホルモンバランスが崩れて（頂芽優性の打破）、植物が補償成長を行うことが報告されている。この補償成長により、若い植物体が新たに生産され、その後に出現する別の植食者に質の高い食物資源が供給される可能性がある。したがって、実際の野外では、マイナスからプラスまで様々な間接効果が生じているのかもしれない。

本研究の目的は、野洲川の河畔に生えるジャヤナギ (*Salix eriocarpa*) のスペシャリストの植食性昆虫であるヤナギマルタマバエ (*Rhabdophaga rigidae*) によるゴール形成が、(1) ヤナギの成長に与える影響と、(2) ヤナギの成長の変化を介して別の植食性昆虫に与える間接効果を明らかにすることである。このタマバエは4月上旬に当年枝に産卵し、その後その当年枝の先端部（頂芽）には球状のゴールが形成される。

2000年と2001年に調査を行ったところ、ゴールのある当年枝（以降、ゴール枝）では、6月上旬から側枝の伸長が始まり、それに伴って二次展葉が生じることが明らかになった。さらに、7月においてゴール枝の側枝の先端部と上部の葉の質を測定したところ、柔らかく、水分・窒素含量が高いことが分かった。この時期に出現するヤナギアブラムシ (*Aphis farinosa*) は、側枝の先端部を好んでコロニーを形成することから、ゴール枝への定着率が高く、また、若葉を好んで食べる2種のハムシ、ヤナギルリハムシ (*Plagioderia versicolora*) とムナキルリハムシ (*Smaragdina semiaurantiaca*) の成虫もゴール枝でより多く見られた。

以上、タマバエによるゴール形成は、ジャヤナギに補償成長を生じさせアブラムシやハムシに質の高い食物資源を新たに供給すること、つまり植物を介したプラスの間接効果を生じさせることが本研究により明らかになった。このような頂芽被食による植物の補償反応は一般的に見られる現象である。したがって、植物上の昆虫群集において、プラスの間接効果はこれまで見過ごされてきたけれども普遍的に生じている現象であり、また新たな植食者—植物の関係を生み出すことから、種の多様性を促進させる重要なメカニズムの一つであると考えられる。

穿孔性昆虫が植食性昆虫に与える間接効果とその強度の違い：

介在植物ヤナギ3種間での比較

内海 俊介（京都大学生態学研究センター）

陸上生態系における植物の形質の変化を介した間接効果の研究において、これまで最も注目を浴びてきたものは、植物の誘導防御を介した間接効果である。それらを研究するために必然的に葉食性昆虫や哺乳類が多く扱われてきたが、その結果、植物の形質を介したその他の間接効果の研究においても葉食性昆虫や哺乳類のみが扱われることが多かった。しかし、植物の形質の変化のパターンは、植食者の摂食や利用のタイプによって大きく異なることが指摘されている。また、形質介在型の間接効果の発生や影響の強さは、諸条件によって大きく変動することが知られている。したがって、生物群集における間接効果の役割や、その及ぶ範囲、強さについての一般的理解を得るためには、葉食性昆虫や哺乳類とは異なる摂食や利用のタイプをもつ植食者を扱った間接効果のパスを検出することや、特定の条件に基づいて間接効果の比較をすることは重要であるといえる。

われわれは、植物の形質の変化を介した間接効果に焦点を当て、穿孔性昆虫が、穿入によって寄主植物の成長パターンの変化させることを介してヤナギ上の植食性昆虫に与える間接効果を明らかにし、ヤナギ属の介在植物3種間でのその間接効果の強さの違いを明らかにするための研究を行った。

滋賀県の野洲川河川敷には、7種のヤナギが生育している。これらのヤナギはすべて、穿孔性昆虫コウモリガの幼虫によって摂食されるが、特に穿入孔の多いカワヤナギ、ジャヤナギ、コゴメヤナギを扱った。まず、どのヤナギにおいても、穿孔によって多数の側枝が伸長することが明らかになった。また、野外での穿孔模擬実験によって、その物理的損傷が新たな側枝の伸長を誘導していることが確かめられた。さらに、この側枝は通常の当年枝に比べて長く、成長が活発なために多くの新葉を有し、含水率や窒素含有率が高かった。その結果、ヤナギでよく見られる植食性昆虫であるヤナギルリハムシの幼虫・成虫や、ヤナギクロケアブラムシは、その側枝上でより多く見られた。すなわち、コウモリガの幼虫は、その穿孔による物理的損傷によってヤナギに側枝の補償的成長を促し、ハムシやアブラムシに新しい資源を提供する間接効果を与えていたことが明らかになった。

しかし、この間接効果の強度は、ヤナギ3種でそれぞれ異なっていた。これらの違いは、介在植物であるヤナギ3種の、コウモリガの穿入に対する補償的成長のパターンの違いによって生じていることが示唆された。

以上の結果をもとに、日本の河川敷の代表的植生の一つであるヤナギ類の上での、補償的成長を介した植食性昆虫間の間接効果の成立メカニズムと、昆虫群集におけ

るその間接効果の位置付けについて考える。

ヤナギルリハムシの生活史と個体群動態を変化させるヤナギの質を介したヤナギ グンバイと攪乱からの間接効果

石原 道博（大阪女子大学）

植物の質はフェノロジーの進行や植食者からの食害などによって時間的に変化するため、植物を利用する昆虫の生存や繁殖に時間的な影響を及ぼしている。植物の質低下は植食者のパフォーマンスを低下させるだけでなく、質が低下した寄主を回避するための戦略である休眠や移動を進化させるかもしれない。このように寄主植物の質の変化は植食者の生活史を変化させることでその個体群動態にも影響を及ぼすと考えられる。和歌山県紀ノ川のヤナギ河畔林ではヤナギルリハムシの個体数が夏に著しく減少し、秋に回復する。この夏におけるヤナギルリハムシの急激な個体数減少は、寄主植物の質低下によって引き起こされている可能性が考えられる。本研究ではこの仮説を検証するために、（１）ヤナギの質は本当に夏に減少し、秋に回復するのか、（２）ヤナギの質変化とハムシの生活史との関連、（３）ヤナギの質が夏に低下し、秋に回復する原因に注目して調査・実験を行った。

野外調査の結果、ヤナギルリハムシは毎年夏に減少した。この現象は、世代サイクルと一致しなかった。また、夏に顕著に増えた捕食者がいなかったこと、そして野外で生じる程度の高温ではハムシのパフォーマンスが低下しなかったことは、捕食者および夏の高温がハムシの夏における減少の原因である可能性を棄却した。台風などによる河川の氾濫は夏に見られたが、個体数を減らすよりかは、むしろヤナギの枝葉の再成長に影響し、ハムシの秋の個体数増加に深く関わっていた。ところが、古い葉で飼育したハムシの生存率や産卵数などのパフォーマンスは低下した。野外でも、夏には葉の枚数、含水率、窒素量などが減少した。それに加えて、夏には同じ植食者であるヤナギグンバイの個体数が多くなり、その食害も顕著だった。室内飼育実験では、グンバイによって食害された葉で飼育したハムシは産卵をほとんど行わなかった。一方で、ヤナギグンバイに匹敵するほど食害が顕著な鱗翅目幼虫によって食害された葉では、ハムシは産卵を行った。以上の結果より、ハムシの夏に見られる急激な個体数減少は、老化によるヤナギの質低下に、ヤナギグンバイの食害が加わることで、ハムシに産卵の抑制が生じたためと考えられた。この産卵の抑制は繁殖休眠と考えられ、その誘導にヤナギグンバイの食害が、その覚醒に河川の氾濫による攪乱が、ヤナギの質を介して間接的に作用しているものと思われた。

セイタカアワダチソウ上の昆虫群集構造に与えるアブラムシの間接効果

安東 義乃（京都大学生態学研究センター）

生物群集は、さまざまな種からなる個体群が互いに何らかの生物間相互作用により関係しあっている集まりのことである。したがって、群集の構造やその形成のメカニズムを理解するためには、まず、その群集内についての種間相互関係について明らかにしなければならない。この種間相互作用には直接効果と間接効果が存在しており、近年では、群集構造の形成における間接効果の役割の重要性が認識されてきつつある。しかしながら、これらの効果がどのように関係しあって群集を形成しているかについては、ほとんど明らかにされていない。したがって、間接効果が相対的にどの程度重要であるかについて、群集形成のメカニズムの点から明らかにする研究が不可欠である。

アリに随伴されるいくつかのアブラムシは、植食性昆虫の密度に間接的な影響を与えることで知られている。我々はセイタカアワダチソウの上のセイタカヒゲナガアブラムシに注目した。これまでの観察から、このアブラムシの撒き散らす甘露を求め、クロヤマアリがやってくるのがわかっており、さらに、このアブラムシがセイタカアワダチソウを吸汁することにより、二次展葉や新しいシュートが発現することが観察されている。そこで、私達はこのアブラムシが随伴アリの密度を介した間接効果と植物の形質の変化を介した間接効果を、昆虫群集に与えていると予測した。この予測を検証するため、我々はアブラムシの除去区と非除去区を設け、個体数と種の豊富 độおよび均衡度を比較した。また、その形成のメカニズムを調べるため、昆虫間の個体数の相関を調べた。その結果アブラムシは、アリの密度介在効果だけでなく、植物の形質介在効果によって、昆虫群集の個体数と均衡度に影響を与えることが明らかになった。しかしながら、その影響は昆虫の種数には及ばなかった。植物の形質を介した間接効果においては、アブラムシは後期に出現するカイガラムシの密度を抑制することで、随伴アリとカイガラムシの直接的な相互関係の強さを弱めることとなった。これによりカイガラムシによるアリの密度を介した間接効果の強度も弱まったため、そのアブラムシの影響は後期の植食者の密度にまで及んだ。結果として、アブラムシによる形質の変化を介した間接効果は、カイガラムシとアリの「甘露提供—潜在的な捕食者・植食者除去」という共生関係の強度に影響を与えることで、昆虫群集におけるカイガラムシの密度を介した間接効果の影響を抑制した。

今回の発表では、セイタカアワダチソウの昆虫群集構造の大きな決定要因の一つとして、アブラムシの間接効果がどのようなメカニズムで、その役割を果たすかについて中心に議論することで、間接効果の相対的な重要性を示したい。さらに、後

期において形質介在効果がどのようなメカニズムで密度介在効果を抑制したかについて考察することにより、それぞれの効果の相対的な重要性がどのように決定されたかを考える。

アブラムシ-アリ共生系が作り出す相互作用網

金子 修治（静岡県病害虫防除所）

アブラムシ捕食者の存在下における、アブラムシ寄生蜂群集（一次寄生蜂・ニホンアブラバチと高次寄生蜂数種）に及ぼす2種の随伴アリ（トビイロケアリとアミメアリ）の影響を、無農薬ミカン園でワタアブラムシとミカンクロアブラムシを用いて、寄生蜂の羽化成虫数を指標として、実験的に（アブラムシコロニーから随伴アリや捕食者を除去）評価した。その際、アブラムシとその天敵昆虫群から成る食物網に、随伴アリを、アブラムシ天敵に対する攻撃行動という non-trophic interactions により結合させて、「相互作用網」として用いた。

春期にワタアブラムシに随伴するトビイロケアリは、産卵活動中のアブラバチ雌成虫を攻撃し妨害したが、雌成虫はアリとの遭遇回避により産卵できた。アブラバチ雌成虫はアリ随伴コロニーで頻繁に観察され、アリ不在時は僅かだった。アリはナミテントウ等のギルド内捕食者をより強く攻撃し排除することで、寄主体内のアブラバチ幼虫を保護し、マミー数をアリ不在時と比べ増加させた。また、マミー内アブラバチ幼虫を捕食者や高次寄生蜂から保護した。その結果、アリはアブラバチと高次寄生蜂の羽化数をアリ不在時と比べ増加させた。そのアリの正の効果はアブラバチ雌成虫の産卵場所選択により増幅されていると考えられた。

春期にワタアブラムシに随伴するトビイロケアリとアミメアリを比較した。各種天敵に対する攻撃性はアミメアリの方が弱かった。このため、アミメアリ随伴コロニーでは、アブラバチ雌成虫はトビイロケアリ随伴時と比べより多く産卵したが、その幼虫に対する捕食者や高次寄生蜂からの保護効果はより低かった。その結果、アブラバチの羽化成虫数は2種のアリが随伴するコロニー間で有意差はなかったが、高次寄生蜂の羽化成虫数はトビイロケアリ随伴時と比べアミメアリ随伴時に有意に多かった。すなわち、各種天敵に対する攻撃性はアリ種間で異なり、その差違は各種寄生蜂の羽化成虫数の決定において重要な役割を果たした。

夏期にミカンクロアブラムシに随伴するトビイロケアリとアミメアリを比較した。産卵を行うアブラバチ雌成虫はアミメアリ随伴時にのみ観察され、トビイロケアリ随伴時にはほとんど観察されなかった。その結果、アブラバチと高次寄生蜂2種の羽化成虫数はアミメアリ随伴時にはいずれも多数認められたが、トビイロケアリ随伴時には極わずかと、春期のワタアブラムシでの結果とは異なった。原因として、トビイロケアリの天敵への攻撃性及び他の随伴活動（甘露採集及びアブラムシ除去頻度）のアブラムシ種による差異あるいは季節的变化（特にアブラバチ雌成虫への攻撃性が強まる）が考えられたが、今後検討が必要である。

以上から、本アブラムシ寄生蜂群集の構造（アブラバチと高次寄生蜂の羽化成虫

数) 決定には、①随伴アリの攻撃行動という non-trophic interactions が、②直接的（産卵妨害：負の効果）且つ、捕食者を含む天敵間の相互関係の変化を通じて間接的に作用し（寄主提供と幼虫保護：正の効果）、その総和として重要な役割を果たす（正効果多いが負の時も有る）ことがわかった。また、③アリの攻撃行動の強度にはアリ種間差、アブラムシ種間差または季節変化等の変異があり、その変異性はアブラムシ寄生蜂群集の構造に強い影響を及ぼした。さらに、④アリの効果はアブラバチ雌成虫の適応的行動（随伴アリ有無及びアリ種に関する産卵場所選好）により増幅されると考えられた。加えて、随伴アリの攻撃行動という non-trophic interactions の影響評価の際にも、相互作用網を用いた解析が有効とわかった。

植物の匂いを介した間接防衛 –Talking plants 再訪?–

高林 純示 (京都大学生態学研究センター)

地面に根を張って動くことのできない植物は、様々な外敵にさらされても逃げ場がない。どの様にして植物は防衛しているのだろうか？ 植物の対植食者防衛戦略では、有毒物質を蓄えたり、組織の硬質化やトゲを作るなどの直接的な防衛が良く報告されているが、それだけでなく植食者の捕食性天敵の探索効率を高めるという間接的な防衛もある。最近特に注目されている間接防衛は、「天敵を呼び寄せる」というものである。植物はいったん植食者に加害されると、その食害ストレスに反応して特異的な揮発性の化学物質を放出し、捕食性天敵を呼び寄せる。植物上にいる植食者は呼び寄せられた天敵によって「除去」されることになる。

この誘導的な匂いの機能に関してさらに興味深い事には、健全な植物が被害植物から出る匂い物質を受容した時に、その植物が植食者に喰われにくい体質に変わる、という現象が最近の研究から明らかになってきた。これは植物の「誘導的な事前防衛」と形容できる。我々はこの現象をリママメ株–ナミハダニ–チリカブリダニ (ハダニの捕食性天敵) という三者系で研究してきている。まずこの三者の関係について簡単に解説し、次にナミハダニ被害葉からの匂いシグナルが未被害葉における防衛遺伝子を活性化するという「誘導的な事前防衛」の最近の知見を紹介する。

捕食リスクに対応した柔軟な捕食回避策がもたらす天敵—被食者系の安定性

西田 隆義・本間 淳・岡田 陽介（京都大学農学部・昆虫生態）

天敵が被食者密度を低密度・安定に制御することは稀であると一般にみなされている。その最大の理由は、捕食が密度依存的に生じないことにある。すなわち、天敵は被食者の密度は下げるが、その変動を安定化しないというわけである。しかし、その一方で天敵が被食者個体群を安定に制御していると見なせる状況が野外にはたくさんある。たとえば、侵入害虫に対して原産地の天敵を導入することで大発生が終息することはしばしば生じている (*DeBach and Rosen, 1991*)。また、天敵から解放され大発生した侵入害虫が、土着天敵相が豊かになるにつれて「ただの虫」になる現象が知られる (桐谷 1986)。さらに、天敵相が豊かな生態系では低密度で安定な種が多いことが古くから経験的に知られている。こうした現象は、天敵が被食者密度を制御しないという通念とうまく整合しない。この矛盾を解決策として、天敵と被食者の空間分布がずれる効果が提唱され広く受け容れられている。しかし、天敵は餌のいる場所になぜ集中しないのかなど、この説明には生態学的にみて不自然な点も多い。

この講演では、天敵の効果は主に被食者が捕食リスクに応じて柔軟に捕食を避けることによって生じており、そのため場合によっては天敵による捕食がほとんど観察されない場合すらあることを述べる。この考えは、天敵の効果は主に被食者の死亡を通じて生じるという従来の見解に対立し、かつ上述したさまざまな不整合をうまく解決できる可能性がある。

具体的には、まず最初に、極小空間で孤立した1天敵—1被食者系が、被食回避のコストを通じた機構で長期間存続していることを示す。次に、里山の休耕田生態系において、代表的な広食性捕食者とみなされているカエルとその潜在的餌であるバッタ類との捕食—捕食回避をめぐる相互作用について触れ、従来の食物網観との違いについて論ずる。

モンゴル遊牧草原生態系における相互作用と間接効果

藤田 昇（京都大学生態学研究センター）

モンゴルの遊牧草原生態系においては、家畜、草原植物、草食昆虫、訪花昆虫、草食哺乳類、オオカミなどによる生物間相互作用、遊牧民・生物・環境間の相互作用が連鎖的に働いている。そのため、様々な直接効果と間接効果が生じており、生物多様性の維持と縮小、遊牧草原の持続的利用と衰退に関係している。モンゴルの遊牧草原生態系におけるそれらの実態を要因連関図によって示すとともに間接効果の例を示す。

遊牧草原における最も強いインパクトは家畜のグレイジングである。家畜のグレイジングの強さによって草原植物の種多様性とグレイジング耐性植物の優占度が決まってくるが、それ以外にも家畜のグレイジングは様々に影響する。その一例が草原植物の開花期の変動である。グレイジングによる植物の開花期の遅延については少数の報告があるが、モンゴル遊牧草原ではグレイジングによる開花期の早化も観察されている。遊牧草原と柵でグレイジングから保護した草原とで比べると、生育期間の初期に開花する植物はグレイジングによって開花期が遅延し、生育期間の後期に開花する植物はグレイジングによって開花期が早化している。生育期間初期の開花期の遅延は直接の食害によると考えられる。しかし、生育期間後期の開花期の早化はヨモギ類などグレイジング耐性植物に見られるので、遊牧地ではグレイジング耐性植物が選択的にグレイジングを受けないためにグレイジング保護区より光環境が良くなり、成長が促進されて開花期が早化したと考えられる。これは間接効果である。

家畜のグレイジング圧は家畜の密度・移動を制御する遊牧民によってコントロールされている。カシミヤのためのヤギの増加や首都ウランバートルへの遊牧民の集中などによってオーバーグレイジングになるとグレイジング耐性植物が優占する。グレイジング耐性植物が優占するとグレイジング圧が低下するので、生物間相互作用の原理によるとグレイジング耐性植物の優占は一時的で、可逆的である。しかし、モンゴルの遊牧草原ではグレイジング耐性植物がいったん優占すると長く続いている。これはオーバーグレイジングによる草原の裸地化、地表面の攪乱により土壌がアルカリ化し、環境が改変されたためと考えられ、これも間接効果である。

植食圧が植物の成長を促進する：Grazing optimization と植物の最適フェノロジー

山内 淳・山村 則男（京都大学生態学研究センター）

植物ではしばしば、植食者からの被食を受けることで一次生産の速度や繁殖能力が高められる「grazing optimization」と呼ばれる現象が観察される。この現象について、植物に取り込まれた栄養が植食者の摂食・排泄によって土中に再供給されることで栄養の制約が緩められ生産性が高まるという「nutrient cycling 仮説」に焦点をあてて、それが生じる条件を植物の成長スケジュール（フェノロジー）の進化と関連させて理論的に解析した。

本研究では一年生植物を仮定して、シーズン各時刻での植物の状態を栄養器官の大きさ、繁殖器官の大きさ、そしてパッチ内の土中の栄養分の量という3つの値によって定義した。植物は各時点で土中の栄養を吸収しながら栄養器官で光合成を行い、その同化産物を栄養器官と繁殖器官のそれぞれの成長に割り振る。その同化産物の配分のパターンは、シーズンの終わりでの繁殖器官のサイズを最大化するように進化すると考えられる。こうしたフェノロジーの進化をふまえて grazing optimization の生じる条件を調べるが、その際に摂食圧に対する植物の反応について、植物の進化をとまなう「長期的反応」と進化をとまなわない「短期的反応」とを区別して解析を行った。さらに本研究では、異なる仮定を含む4つのモデルを考えた。まずモデル1（基本モデル）では植物は栄養器官のみに摂食を受け、摂食された栄養は草食動物の排泄によってその植物のパッチのみに再供給され、また植物個体間での栄養をめぐる競争はないと仮定した。それに対して、モデル2では繁殖器官への摂食、モデル3では他のパッチへの排泄、モデル4では植物個体間の栄養をめぐる競争をそれぞれ組み込んだ。

このモデルの解析により「長期的反応」に関しては、一次生産量について比較的貧栄養な環境で grazing optimization が観察されるが、繁殖量については生じにくいことがわかった。一方「短期的反応」に関しては、摂食圧が全くない条件に最適化している植物を様々な摂食圧にさらしても grazing optimization は起こらなかったが、ある程度の摂食圧の下で最適化している植物を異なる摂食圧にさらした場合には一次生産量と繁殖量の両方について grazing optimization が見られた。さらに、貧栄養条件と植物個体間の栄養をめぐる競争の存在が grazing optimization を促進する要因となることも明らかになった。この研究によって、grazing optimization を理解する上では植物のフェノロジーの進化を考えることが重要であり、その際、進化に基づく「長期的反応」と一時的な「短期的反応」とを区別することと、植物が進化・適応してきた条件を明確にすることが必要であることが示された。

海草藻場における植食者を通じた間接効果

Herbivore-induced indirect effects in seagrass community

仲岡 雅裕 (千葉大学・自然科学)・堀 正和 (東京大学・生物多様性)

キーワード : indirect effect, nontrophic interactions, seagrass, vertebrate/invertebrate grazers, mobile/sessile herbivores, spatial scale, material flow, physicochemical factors

【海草藻場生物群集の種間関係に関する従来の見かた】

“Are trophic cascades all wet?”という Strong (1992) の問いかけに示されるように、水界生態系では、高次捕食者を基点とする間接効果が群集全体への波及するケースが多いと考えられている。海洋生態系では、岩礁潮間帯や海中林、外洋の漂流生態系などで、間接効果により基底種の現存量や種構成が大きく変異する例が多く知られている。これに対し、海草藻場では、主体となる海草（うみくさ）は陸上起源の種子植物であり、セルロースやフェノール類など難消化性の物質を多く含むため、植食者を通じた生食連鎖は、物質循環やエネルギーフローにおいてそれほど重要ではないと考えられてきた。特に、海草藻場の植食動物である小型無脊椎動物（メソグレーザー）の主要な餌源は海草自身でなく、海草葉上に付着する小型藻類である。このことは、海草藻場の生物群集に関する研究で、生息場所の提供や物理的環境の改変など、非栄養的效果の重要性が、他の海洋生態系よりも強調されてきた点にも深く関連していると思われる。

【近年の海草藻場における植食効果の研究の展開】

近年、上記のメソグレーザーとは異なるタイプの植食者が海草藻場において重要な役割を担っていることを示す研究例が集積しつつある。第一に、棘皮動物や大型脊椎動物による海草の広域かつ大量の消費が、従来思われてきたよりも普遍的に存在することが明らかになってきた。彼らは海草の現存量を大きく変化させることにより、海草の立体構造や流れ・底質等の物理化学的環境要因の改変を通じて、群集全体の構造や動態に大きな影響を与えている。第二に、海草葉上や海底に生息する固着性・付着性の懸濁物性植食動物が、海草藻場の植物プランクトンの摂食を通じて、海草藻場の生物群集および物質循環に重要な影響を与えていることが指摘されている。第三に、陸上生態系で広く見られるような種子食者に代表されるスペシャリストが少なからず存在することが明らかになってきた。これらの動物は、海草の適応度の変化を通じて、海草藻場の種構成に影響を与える可能性がある。

【今後の海草藻場生物群集の研究動向】

このようにさまざまなタイプの植食動物が混在する直接・間接効果が海草藻場の生物群集動態に及ぼす影響を理解するためには、今後どのようなアプローチが有効であろうか。

まず、複数の効果が作用する空間スケールの異質性とその交互作用について、統合的な解析を進めることが必要であろう。高い移動能力を持つ大型植食脊椎動物、限られた移動能力を持つメソグレイザー、および移動能力を持たない固着性植食動物では、それぞれの効果が作用する空間スケールが大きく異なるからである。空間スケールを連続的あるいは階層的に設定するデザインによるデータ収集および操作実験が有効であろう。

第二に、従来の種間関係に着目した間接効果だけでなく、生態系の物理化学的特性の変化を介した間接効果の特性と大きさを明らかにする必要がある。特に、海草藻場のように腐食連鎖が卓越する生態系では、植食者の効果が、腐食連鎖や無機塩類も含めた物質循環の改変を通じて生物群集の動態に与える影響を解析することは非常に重要であろう。

岩礁潮間帯における間接効果研究：近年の動向と課題

堀 正和(東京大学・生物多様性)・野田 隆史(北海道大学・水産)

岩礁潮間帯は、Jones (1948)、Connell (1961)らに始まる野外実験を用いた群集生態学研究の発祥地である。彼らは海藻に対する植食者除去効果、及びフジツボ二種間で競争者除去効果を検証し、捕食（植食）、及び空間を巡る競争が生じている事実を明らかにした。その後、Paine (1966, 1974) が Keystone Predation hypothesis を発表して以降、それまで別途に扱われてきた競争と捕食・さらには記載的食物網を複合的に扱うようになり、種間相互作用研究において二種系から多種系への変換が生じた。このときから、栄養関係（食物網）・非栄養関係双方を含むインタラクション網、そして間接効果の検証が始まったと言える。このような歴史的背景に加え、岩礁潮間帯の二次元的なハビタット特性から、その後の間接効果・種間相互作用研究は固着生物の空間を巡る競争と競争に影響する捕食の効果、さらに相互作用に影響する物理環境の効果についての研究が多くなされてきた。

近年では、種間相互作用強度に関する研究成果が蓄積されるに伴い、様々な間接効果の事例が報告されている。Wootton (1993)は、鳥-カサガイ-フジツボの三者系を例に、間接効果は媒介者の密度変化を介して生じる (Interaction chain: density mediated indirect interaction) だけでなく、環境や行動、形態の変化を介しても生じる (Interaction modification) ことを見いだした。さらに彼は後の論文 (Wootton 2002) で Interaction modification を形質の変化を介した trait-mediated indirect interaction と、環境の変化を介した environment-mediated interaction modification に分割し、それぞれの事例を紹介している。Menge (1995)は、Interaction chain 型の間接効果に注目して様々な野外実験の例から 83 種類の間接効果を 9 種類のモデルに分類し、直接効果と間接効果の相対的重要性を解析した。その結果、間接効果は直接効果と同等程度の影響を持っていることが示唆されている。ただし、この解析で示された間接効果の影響は例として扱った群集間で大きくばらついていたことから、間接効果の重要性は条件依存的で空間的な変異性があるとも認識されている。また、Menge (1997)は間接効果が生じるまでの時間スケールと直接効果が生じるまでの時間スケールと比較するために、Menge (1995)と同じ例を用いて解析している。その解析結果は大部分の間接効果が直接効果と同時に現れていたことを示唆した。しかしながら最近の研究例では、間接効果が生じる時間スケールが条件依存的に変化し、間接効果の生じるタイミングによって間接効果の影響が正負逆に生じる場合があることが報告されている (Hori and Noda 2001)。

このような研究背景から、現在は間接効果の発生と影響の強さは条件依存的に変化し、様々な時空間スケールで変異するとの認識がなされている。この発表では、

岩礁潮間帯で密度介在型間接効果、形質介在型間接効果、環境介在型間接効果がどういった時空間スケールで、どういった条件下で働くのか、著者達の研究成果や最近の研究例について紹介する。

Niche construction と生物間相互作用：食物連鎖研究との統合を目指して

宮下 直（東大・農・生物多様性）

生態学は一般に生物と環境との相互作用を扱う科学であるとされている。そのため、生物は環境からさまざまな影響を受ける一方で、環境を改変する能力があり、それが生態系の維持やダイナミクスにとって重要であることが昔から知られていた。しかしながら、生物間相互作用を中心に据えた個体群や群集研究では、必ずしもその重要性が広く認識されてきたわけではない。これは、概念自体は特に新しいとは言えない ecosystem engineering (Jones et al. 1994) や processing chain (Heard 1994) といった用語が一定の地位を占めていることに象徴されている。特に、陸上生態系においては、捕食被食系と分解系が主として地上と土壌という別個のコンパートメントに存在しているため、上記の認識を遅らせる一因になったと思われる（土壌中での捕食被食関係については非常に立ち遅れている）。

一方、進化生物学の分野でも、最近になって生物の環境改変がもたらすフィードバック効果に注目することの重要性が提唱されている。特に、Odling-Smee, Laland & Feldman (2003) が著した "Niche Construction: The Neglected Process of Evolution" は、環境改変が生物に新たな選択圧をもたらすこと、それは時間の遅れやモーメント効果、突発的効果をもたらすことなどを数理モデルで示し、「拡張された進化理論 (extended evolutionary theory)」として紹介している。彼らの関心の対象は、主として進化動態に関するものであるが、生態的時間スケールでの生物間相互作用や生物多様性の維持機構を考えるうえでも参考になる部分が多い。

演者は、生態的スケールでの Niche Construction は、生物の住み場所の改変と分解プロセスの改変に集約されると考え、それらが捕食被食プロセスとリンクして生物群集や生態系にどのような影響を及ぼすかについて講演する。具体的には以下の話題を取りあげる予定である。1) 脊椎動物による植食や物理的環境改変がもたらす間接効果、2) 草食獣による植食がもたらす分解プロセスの変化とそのフィードバック効果、3) 栄養段階カスケードが分解プロセスに与える効果。