

植物を介する昆虫種間の相互作用¹⁾

大 串 隆 之

北海道大学低温科学研究所

Plant-mediated species interactions of herbivorous insects. Takayuki OHGUSHI (Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo 060, Japan). *Japanese Journal of Ecology* 45 : 33-42 (1995)

An increasing number of studies on insect-plant relationships are providing a large volume of information indicating the variability and flexibility of species interactions that are important for improvement of biodiversity. Recent studies on plant-mediated species interactions of herbivorous insects have revealed that interspecific interactions are often indirect, asymmetrical and subtle, and that morphological, phenological, and chemical changes in the host plant alter the success of predation or parasitism by natural enemies. Even insects feeding at different times or on different parts of a plant may have a substantial effect on the quality or quantity of resources available to one another. Three-trophic-level interactions have recently received much attention in insect-plant interactions, addressing a significant role of natural enemies as part of a plant's battery of defenses against herbivores. It is also recognized that changes in host plant quality affect the efficacy of parasitoids or predators directly or indirectly by altering insect host location or vulnerability. Interactions between temporally separated guilds may play a critical role in distribution and survivorship, and thus the population dynamics of insect herbivores. There is evidence to support the view that one species attacking a host plant early in the season can change the performance or abundance of another species attacking late in the season, through changes in host quality. Similarly, this notion is applicable to the situation of spatially separated guilds that utilize different parts of the shared host plant in very different manners; for example one attacking leaves and the other roots. Such interactions among temporally or spatially separated guild members sharing the same host plants are often asymmetrical.

Key Words : Herbivorous insects, Indirect effect, Induced defense, Insect-plant interactions

はじめに

自然界において植物が昆虫によって食いつくされることはきわめて稀であるという理由から、これまで植食性昆虫が植物資源をめぐる競争することはほとんどないと考えられてきた (HAIRSTON *et al.* 1960; LAWTON & STRONG 1981). しかし、最近になって、植物は被食されると、量だけでなく質や形態が大きく変わることが明らかになるにつれて、同じ植物を利用する昆虫がこのような資源の変化を通して作用を及ぼしあう可能性について

関心が高まりつつある (SCHULTZ 1988; KARBAN & MYERS 1989). 昆虫種間のこのような相互作用は、(1)種1が植物を摂食する、(2)それにより植物の形質が変わる、(3)その変化が種2の適応度に影響する、というプロセスからなる (Fig. 1). 植物の生化学的、形態的、季節特性的な変化が植食性昆虫の生存率や発育率あるいは産卵数に大きな影響を与えている事実は、近年よく知られるようになった。さらに、植物の形質の変化を介する相互作用は、第3者を通して間接的に働く可能性があり、2者間の相互作用に比べてより複雑な様相を示す。このため、種間相互作用の特徴はしばしば間接的であり、非対称的であり、時には検出しがたいことすらある。植物の形質の変化は、これに留まらず、植食性昆虫に対す

1994年10月3日受理

1)文部省科学研究費補助金重点領域研究(319)「地球共生系」の助成による。

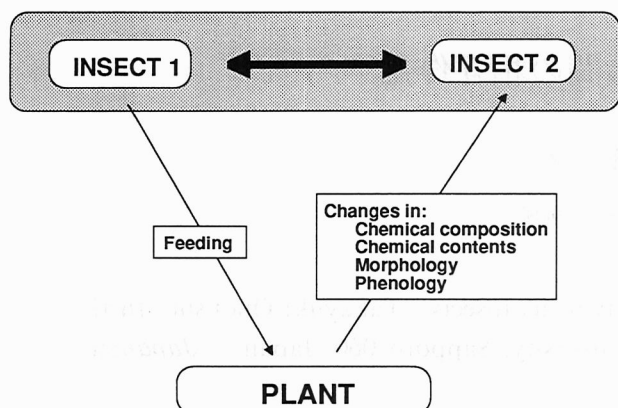


Fig. 1. Schematic representation of plant-mediated interactions of herbivorous insects. Plant-mediated interactions involve the following processes: (1) Insect 1 feeds on a plant, (2) the plant changes in response to the herbivory, and (3) changed traits of the plant affect the survival or reproduction of Insect 2. The reverse is also true for the effect of Insect 2 on Insect 1.

る天敵による捕食や寄生にまで影響を及ぼす可能性も指摘されている (PRICE *et al.* 1980; SCHULTZ 1983; EDWARDS & WRATTEN 1983; NIEMELA & TUOMI 1987). また、同じ植物を利用していても、時期や利用場所に関してすみ分けている種でさえ、植物の変化を通して密接に関わっている可能性がある。このような植物の形質の変化を介した間接効果は、種間相互作用のパターンを決める上でたいへん重要な役割を果たしており、植物と昆虫の相互作用系ではきわめて普遍的に見られるという認識が定着しつつある (PRICE *et al.* 1980; FAETH 1987, 1992; STRAUSS 1991; 鷲谷・大串 1993).

本総説では、植物と昆虫の相互関係のダイナミックな側面に光をあてたい。特に、植物を摂食する昆虫の相互関係が、植物の質や量の変化を通していかに変わりうるかということ、さらにこのような相互作用が、これまでの種間相互関係の研究で見過ごされてきた側面の重要性を浮き彫りにするものであることを強調する。

被食に対する植物の反応

植物組織が何らかの損傷を受けると、生化学的あるいは形態的なさまざまな反応が生じる。この20年間にわたって、植物の防御戦略の観点から被食に対する植物の反応についての研究は大きな進展を見た (GREEN & RYAN 1972; HAUKIOJA & NEUVONEN 1987; SCHULTZ 1988; KARBAN & MYERS 1989). その結果、植物が植食者の攻

撃を受けた場合に、誘導防御反応が生じることが明らかになってきた。誘導防御反応とは、植食者などにより植物組織が損傷した場合に、植物がタンニンやフェノール化合物などの防御効果を持つ二次代謝物質の生産を高める反応を指す。さらに、食害は生化学的な変化ばかりでなく、植物の物理的な防御手段であるトリコームや刺あるいはゴム状分泌物の増加をもたらすこともある (KARBAN 1983; KARBAN & MYERS 1989; MYERS & BAZELY 1991).

一方、被食後の植物個体の形態的な変化も注目され始めた (MOPPER *et al.* 1991; WHITHAM *et al.* 1991). それには上で述べたトリコームの増加などの防御反応だけでなく、植物器官の現存量の増加をもたらす(過剰)補償反応がある (鈴木 1993). このような被食後の植物の構造の変化は、昆虫が定着する成功率に大きな影響を与えると考えられている (LAWTON 1983; SOUTHWOOD 1985; KAREIVA & SAHAKIAN 1990; HUNTER 1992). 被食後の再成長や補償的成長は、植物の栄養や繁殖器官の現存量の変化を通して、間接的に他種の昆虫にとっての資源の利用可能性を変えることがある (PAIGE & WHITHAM 1987). たとえば、二年生草本のハナシノブの1種 *Ipomopsis arizonica* は春先にミュールジカやワピチによる食害を受けると、補償反応によって花茎を増し、種子数が増加する。そのため、この種子を利用するヤガの幼虫密度は種子数の増加に伴い上昇することが知られている (MOPPER *et al.* 1991).

栄養段階の「たて」の相互作用

寄主植物の防御物質の増加や栄養の低下などによる質の変化は、単に植食性昆虫の生存率や発育率の低下を招くだけでなく、間接的に捕食者や寄生者の作用を増加させるという考え方が、最近になって注目を集めている (VINSON 1976; LAWTON & MCNEILL 1979; PRICE *et al.* 1980; SCHULTZ 1983; NIEMELA & TUOMI 1987). この考え方のポイントは、天敵の役割を植食者に対する植物の防御手段であると考えるところにある。いいかえれば、植物は植食者に対して防御物質で対抗すると同時に、天敵を使った防御も行なうというのである (PRICE *et al.* 1980). 天敵を用いた植物の防御作用のメカニズムについては、天敵と昆虫の遭遇確率を高めるという観点から、次の3つの可能性が考えられている。(1)天敵は植物組織の損傷にもなって生じる化学的・物理的な変化を寄主昆虫の探索の手掛かりとしている (VINSON 1976, FAETH 1986; WILLIAMS *et al.* 1988), (2)植食昆虫は

防御物質を多く含む食害葉を避け、より好的な摂食場所を求めて動き回るので、天敵に見つかりやすくなる (SCHULTZ 1983; EDWARDS & WRATTEN 1983), (3) タンニンのような誘導防御物質は昆虫の発育期間を長引かせ、天敵との遭遇頻度を高める (PRICE *et al.* 1980; FAETH 1985, 1986).

植物に含まれる二次代謝物質が昆虫の寄生者の寄主探索の際に重要な手掛かりを与えている可能性については、よく調べられている。最近の研究から、植食性昆虫の摂食によって放出される植物の揮発性物質が、寄生バチの寄主発見効率を高めていることが明らかになりつつある (WILLIAMS *et al.* 1988; VET & DICKE 1992; 高林 1992)。たとえば、ワタ *Gossypium hirsutum* の害虫であるヤガの1種 *Heliothis virescens* に寄生するヒメバチの1種 *Camponotus sonorensis* の寄主探索行動は、ヤガの摂食によって生じるワタのテルペンに反応して活発になる。その上、ヒメバチは寄主自身の臭いよりも、植物の揮発性物質の方により強く誘引される (WILLIAMS *et al.* 1988)。同様に、リママメ *Phaseolus lunatus* の葉に害を与えるナミハダニ *Tetranychus urticae* を捕食するチリカブリダニ *Phytoseiulus persimilis* は、食害を受けた葉から出る揮発性物質に敏感に反応してナミハダニを探し手掛かりにしている (高林 1992)。そればかりではなく、特定の宿主昆虫に対する特異的な反応も知られている。カブリダニの餌としては不適なリンゴハダニ *Panonychus ulmi* による食害に対してはカブリダニの反応は弱く、ナミハダニの唾液などがチリカブリダニに対する特定の誘因物質の引き金になっているらしい。同様に、トウモロコシ *Zea mays* の害虫であるシロイチモジヨトウ *Spodoptera exigua* の幼虫の寄生バチ *Cotesia marginiventris* は、ヨトウガの食害によってトウモロコシが生産する揮発性テルペンに誘引されるが、トウモロコシの葉に人為的に傷を付けた場合よりも、ヨトウガの幼虫の唾液が混じった葉により誘引されることが報告されている (TURLINGS *et al.* 1990)。

これらの研究は他の要因の影響を排除した実験室内で行なわれたものである。さまざまな要因が複雑に絡み合って作用する野外においても、植物の質的变化が寄生率や捕食率を変える効果が十分に発揮されるのだろうか? FAETH (1986) は、エモリーカシ *Quercus emoryi* の葉に潜る潜葉性昆虫 (主に鱗翅目の幼虫) による葉の食害が寄生バチによる寄生率を高める効果について調べた。食害を受けた葉で育った潜葉性昆虫の死亡率は食害のない葉で育成した個体に比べて有意に高く、この死亡率の

増加は寄生率の増加によるものであった。また、食害を受けた葉では縮合タンニン (防御物質) の量が増えるとともに、チン含有量が低下していることもわかった。このことから、寄生率の増加は、被食による植物の質的变化を寄生バチが餌探索の手掛かりにしたり、防御物質を摂食した潜葉性昆虫の発育期間が延びて寄生者に発見されやすくなったためと考えられた。さらに、野外でカシの葉にタンニンを塗ったところ、たしかに寄生率は増加したが、バクテリアや菌類による死亡は逆に減少した。これはタンニンの抗菌作用によるものと考えられている。つまり、タンニンは潜葉性昆虫にとってバクテリアや菌類による死亡率を低下させるというプラスの効果と、寄生バチによる死亡率を増加させるというマイナスの効果を同時に持ち合わせているのである (FAETH & BULTMAN 1986)。

しかし、植物の質的变化が天敵の効果を常に増大させるとは限らない。かえって、天敵の働きを低下させることもある。アカガシワ *Quercus rubra* の葉を摂食するマイマイガ *Lymantria dispar* の幼虫は、食害を受けた葉で育つと核多角体ウィルス病による死亡率が低下する。HUNTER & SCHULTZ (1993) は、幼虫が食害レベルの高い葉を摂食するとウィルス病に対して抵抗性を持つことを明らかにした。これは葉が食害を受けると、ウィルスの発病を抑える可水分解性タンニンを増加させるためである。いいかえれば、幼虫は摂食を通して寄主植物の質を変えることにより、結果的にウィルス病から逃れているのである。つまり、被食に反応して生産されるアカガシワの防御物質の影響は、マイマイガに与える直接的なマイナスの効果と、病気を抑える間接的なプラスの効果のバランスによって決まることを示している。

CRANCY & PRICE (1987) は、アリゾナに生育するアロヨヤナギ *Salix lasiolepis* の葉にゴールを作るハバチの1種 *Pontania* sp. の幼虫の発育期間の長さが2種類の寄生バチ *Bracon angelesius* と *Pteromalus* sp. の寄生率に与える影響を調べた。結果は、予想に反して発育期間の短い個体ほど寄生率が高かった。これは寄生バチの寄主のサイズに対する選好性によるものである。発育期間の短い個体は成長が速くより大きなゴールを作る。一方、寄生バチは大きなゴールを選ぶ傾向があった。このため、発育期間の短い大きなゴールを作る個体の寄生率が上がったのである。発育期間の延長による寄生率の増加があったとしても、大きなゴールを選ぶという寄生バチの選好性によって、それが打ち消された可能性も考えられる。植食性昆虫の摂食による植物の変化が天敵の作用を高め

るという前述のプロセスを野外で検討した研究はまだほとんどなく、またこの例のように、仮説の検証には実験系の特性を十分に考慮した解釈が必要である。

一方、植物の形質の変化が天敵に与える効果として、これまで寄主探索のプロセスが強調されているが、捕食あるいは寄生後の天敵に与える影響も考慮する必要がある。なぜなら、植食者に対する防御物質は植食者だけでなく、天敵昆虫にもマイナスに作用する可能性があるからである (WILLIAMS *et al.* 1988)。

アリと同翅目昆虫の間に見られる植物を介した栄養段階の「たて」の共生関係においても、植物の質の変化が重要な役割をはたしている。つまり、植物はアリの採餌行動を通して、間接的に同翅目昆虫の生存率を低下させる可能性がある。アリとツノゼミの共生関係の可塑性を検討した CUSHMAN (1991) は、甘露の質に着目して、アリがツノゼミに対して捕食者としてふるまう可能性に言及している。昆虫に対するアリの警護の度合いは、甘露の質に大きく左右される。ツノゼミがアリに報酬として与える甘露の質は、寄主植物の栄養レベル (主にチッソ含有量) によって決まる。チッソを多く含む寄主植物を吸汁しているツノゼミは質のよい報酬をアリに与えるので、十分な保護を受けることができる。しかし、寄主植物の質が悪くなるにつれて、甘露の質も低下する。この場合、アリはツノゼミを捕食する可能性が高い。なぜなら、アリにとっては栄養的に劣る甘露よりもツノゼミを捕食することで、より大きな利益が得られるからである。

栄養段階の「よこ」の相互作用

従来植食性昆虫群集についての考え方は、群集構造を決める要因としての天敵の役割を重視して、栄養段階の「たて」の相互作用を意義を強調する反面、ギルド種間の「よこ」の相互作用の役割についてはきわめて否定的なものであった (LAWTON & STRONG 1981)。しかし、最近になって、同じ植物を利用する植食性昆虫において、寄主植物の変化を通じた相互作用の重要性が指摘されはじめた (FAETH 1987, 1988; KARBAN & MYERS 1989)。さらに、この植物の形質の変化が、食いつくしには到底至らないようなわずかな被食ですで見られることは、このような相互作用がごく普通に生じている可能性を示唆している。

時間的にすみ分けている種間の相互作用

植食者による植物の被食は、共通の資源である寄主植物の栄養レベルや防御物質の含有量を変えることにより、その後現われる種の存否や生存に影響を及ぼすことが

ある (KARBAN & CAREY 1984; HARRISON & KARBAN 1986; FAETH 1985, 1986, 1987, 1988; HUNTER 1987, 1992; LEATHER 1993)。さらに、後半に現われる種の摂食による植物の変化が翌年にまで持ち越されるならば、翌年の早い時期に現われる種に対する影響も考えねばならない (FAETH 1988)。

エモリーカシの葉は春先にさまざまな植食性昆虫の攻撃を受ける。その後、主に鱗翅目に属する潜葉性昆虫がその葉に潜る。FAETH (1986) は潜葉性昆虫が春先に植食者による被害を受けた葉で育つと、そうでない場合に比べて寄生率が高くなることを明らかにした。エモリーカシの葉は春に食害を受けると縮合タンニンを増加させる。この防御物質は、潜葉性昆虫の成虫サイズや産卵数の減少をもたらすだけでなく、発育期間を長引かせる。その結果、潜葉性昆虫は寄生バチに発見されやすくなったと考えられている。同様に、イギリスでオウシウナラ *Quercus robur* の葉に潜るキンモンホソガの近縁種 *Phyllonorycter* sp. は、春にハマキガやジャクガの幼虫による食害を受けた葉で育つと、幼虫期の生存率が低下することが知られている (HUNTER 1992)。しかし、この場合は、寄生率の増加ではなく生化学的変化による直接的な効果によるものらしい。

エゾノウワミズザクラ *Prunus padus* の葉はしばしばサクラスガ *Yponomeuta evonymellus* による食害を受けるが、切葉実験をおこなった LEATHER (1993) は、春先に葉を切り落とした木では、秋に定着するムギクビレアブラムシ *Rhopalosiphum padi* の個体数が切葉を行なわなかった木に比べて 50% も少なくなることを示した。また、切葉を受けた個体では、チッソが増加する一方、カルシウムは低下するという生化学的な変化が見られた。

ヒトリガの 1 種 *Platyrepia virginalis* とドクガの 1 種 *Orgyia vetusta* の幼虫は共にハウチワマメ *Lupinus arboreus* を寄主植物にしているが、前者は 2 月から 4 月にかけて現われるのに対して、後者は 5 月から 7 月にかけて摂食する。HARRISON & KARBAN (1986) は、ヒトリガによる春先の葉の食害が、ドクガの幼虫に対してマイナスの影響を与えていることを明らかにした。ヒトリガによる葉の食害を受けた枝では、ドクガの 1 齢幼虫の発育率と蛹の重さが著しく低下した。この原因について、彼らはヒトリガによる食害がその後展開してくるハウチワマメの葉のチッソ含有量を減少させたためであると考えている。KARBAN & CAREY (1984) もワタの芽生えを用いた実験によって、最初に 2 種類ハダニ *Tetranychus urtica* と *T. turkestanii* の食害を受けた芽生えで育

った *T. urticae* の個体数がいずれの場合にも有意に少なくなることを報告している。

しかし、季節の初めの食害が後期に現われる昆虫に対して常にマイナスの影響を与えとは限らない。たとえば、アメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* は、テンマクケムシ *Malacosoma californicum pluviale* によって食害を受けたハンノキの1種 *Alnus rubra* で育つと、食害を受けなかった場合に比べて、幼虫期の生存率が高くなり、蛹も大きくなった。その結果、食害を受けたハンノキで育ったアメリカシロヒトリは、卵数が12.5%も増加した (WILLIAMS & MYERS 1984)。

植食性昆虫によって作られるシェルターが、その後に出現する昆虫に対してプラスの効果を持つ例が、カンバの1種 *Betula papyrifera* の新葉を束ねてシェルターを作るマダラメイガの1種 *Acrobasis betulella* で報告されている (CAPPUCINO 1993)。6月にメイガの幼虫のシェルターをまねた人造物を作り、樹上に設置しておく、その後に出現する鱗翅目幼虫の定着個体数が増えるとともに、シェルターに入り込んだ幼虫の生存率は有意に高くなった。この生存率の増加は、シェルターの利用により捕食者による死亡率が低下したことによるものである。

空間的にすみ分けている種間の相互作用

昆虫による食害を受けると、植物は個体内部におけるエネルギーの分配を変えることにより、異なる器官に量的あるいは質的な変化をもたらす。その器官を利用する昆虫に影響を与える可能性がある (GANGE & BROWN 1989; MORAN & WHITHAM 1990; MASTERS & BROWN 1992; MASTERS *et al.* 1993)。MORAN & WHITHAM (1990) はアカザ *Chenopodium album* の葉にゴールを作るアブラムシの1種 *Hayhurstia atriplicis* と地下にコロニーを形成して根を摂食するドロタマワタムシの近縁種 *Pemphigus betae* との間に、植物の質の変化を通じた間接的な相互作用が生じることを明らかにした。アカザには葉にゴールを作るアブラムシに対する抵抗性品種と感受性品種がある。そこで彼らは両品種を用いて、一方のアブラムシの他方のアブラムシに対する影響をそれぞれ評価した。根のアブラムシによる摂食は寄主植物に対して影響を与えることはなかったが、葉にゴールを作るアブラムシは根の現存量や種子生産量を大きく減らすことがわかった。その結果、根のアブラムシの個体数を激減させ、時には完全に駆逐することさえあった。これに対して、根のアブラムシの存在は葉のアブラムシの個体数に対して何ら影響を与えることはなかった。つまり、この2種

類のアブラムシの間に見られる相互作用は、一方の影響が他方から受ける影響に比べてきわめて大きいことから、非対称的な相互作用 (asymmetric interaction) と呼ぶことができる。

逆に、1年生草本のナズナ *Capsella bursa-pastoris* の根を食害するウスチャコガネの近縁種 *Phyllopertha horticola* の幼虫は、葉を吸汁するマメノクロアブラムシ *Aphis fabae* にとってプラスの効果を与えている (GANGE & BROWN 1989)。コガネムシによる根の食害は、植物に対して水分ストレスを課すことになり、葉に含まれるチッソ量が増加する。この食物としての質の向上により、アブラムシの成長率や寿命さらには蔵卵数が増加したのである。つまり、根の植食者が存在することにより、アブラムシはより多くの子孫を残すことができる。一方、アブラムシは植物に何ら変更を生じさせることはなく、コガネムシ幼虫に対する影響も見られなかった。しかし、同じコガネムシの幼虫でもノゲシ *Sonchus oleraceus* の上ではスイカズラハモグリバエの近縁種 *Chromatomyia syngenesiae* の幼虫と異なる関係を保っている (MASTERS & BROWN 1992)。コガネムシの幼虫による根の食害は同じように葉の質を好転させ、ハモグリバエの蛹重や蔵卵数を増加させる。これに対して、ハモグリバエによる葉の摂食は根の現存量を大きく減らし、コガネムシ幼虫の発育を阻害した。

MASTERS *et al.* (1993) は、寄主植物の地上部と地下部をそれぞれ利用する植食者の間に相互作用を生じさせるメカニズムを考察している。根は植物の成長に不可欠な水分や養分を土壌から吸い上げている。このため、根の現存量を大きく減らしてしまう食害は、植物にとって大きなストレスになる。ストレスを受けた植物は、しばしば葉に含まれるチッソやアミノ酸を増加させることが知られている (WHITE 1984)。このような寄主植物の食物資源としての質の改善は、葉などの地上部の組織を摂食する昆虫の生存や発育にとってプラスとなる。その反面、光合成器官である葉の摂食は、しばしば生産された同化物質を貯蔵する根の現存量を減らす。そのため、根を利用する昆虫にとっては食物資源量の減少を通して生存や発育が低下することになる。

類縁関係の離れた種間の相互作用

分類的に遠くかけ離れた種の間にも植物の変化を通じた相互作用が生じる可能性がある。KARBAN *et al.* (1987) はワタ *Gossypium hirsutum* の芽生えを使って、ワタに萎縮病を起こさせるカビの1種 *Verticillium dahliae* とナミハダニ *Tetranychus urticae* との間に、植物を介し

た相互作用があることを明らかにした。ワタの芽生えがハダニによる食害を受けた場合には、萎縮病の兆候が大幅に低下したのに対して、萎縮病にかかっているワタではハダニの個体数が強く抑制された。萎縮病にかかるとワタの葉が小さくなるので、これによる資源量の低下がハダニ個体数の増加を制限する大きな要因であると考えられている。このため、ワタを利用する菌類とハダニは分類的にはまったく異なるにもかかわらず、両者は強いマイナスの影響を与え合っているのである。同じような分類的に離れた種間の相互作用は、すでに述べたハナシノブを摂食する草食獣と補償作用によって増加した種子を食うヤガの関係についてもあてはまる。しかし、この場合はヤガが一方的に利益を受けている。

共存する種間の相互作用

オオトリバガの1種 *Platyptilia williamsii* とホソアワフキ *Philaenus spumarius* の幼虫は共にヒメジョオン *Erigeron glaucus* の頂芽を摂食する。KARBAN (1986) は、ホソアワフキの存在期間がオオトリバガと共存することにより40%も短くなることを明らかにした。オオトリバガの幼虫は頂芽を完全に食いつくすので、ヒメジョオンの新葉の展開が強く抑えられてしまう。そのため、新葉から吸汁するホソアワフキがマイナスの影響を受けるのである。これに対して、ホソアワフキによる新葉の吸汁は、オオトリバガの幼虫に対してほとんど影響を与えていなかった。この相互作用もまた非対称的なものである。

HUNTER & WILLMER (1989) は、ナミスジフユナミシヤク *Operophtera brumata* の幼虫によるオウシュウナラ *Quercus robur* の葉の摂食が、同じ葉を利用するハマキガの1種 *Tortrix viridana* の幼虫の生存率を低下させることを示した。ハマキガの幼虫はナラの葉を巻き、その中に隠れることによって体内の水分収支を維持して乾燥から身を守っている。シヤクガによって葉が食われると、葉巻きが阻害されるため、ハマキガの生存率が低下したと考えられた。

しかし、一方の種が他方の種に対して常にマイナスの影響を与えるとは限らない。時には利益を与えることもある。DAMMAN (1989) はポーポーノキ *Asimina* sp. の葉を利用している2種類の鱗翅目幼虫において、一方の種による食害が他方の種の個体数を増加させるというプラスの効果を見いだした。ポーポーノキの葉はメイガの1種 *Omphalocera munroei* の幼虫によってしばしば食いつくされる。激しい食害を受けると、ポーポーノキは補償作用によって夏の間多くの若いシュートを出すのが、

これには防御物質の増加は見られなかった。若い葉を産卵にも幼虫の食物としても利用しているアゲハチヨウの1種 *Eurytides marcellus* の幼虫の個体数は、良好な食物資源が新たに出現することによって大幅に増加した。

植物の形質の変化を介した相互作用の特徴

すでに述べたように、植物の形質の変化を介した昆虫種間の相互作用は、(1)種1が植物を摂食する、(2)それにより植物の形質が変わる、(3)その変化が種2の適応度に影響する、というプロセスからなる (Fig. 1)。植食性昆虫の群集生態学では、種間競争を重視してきたこれまでの考え方から、昆虫の生存や繁殖に対する植物の質や構造の影響が考慮されることは少なく、ただ被食による食物量の減少という狭い一面だけで捉えてきた (LAWTON & STRONG 1981)。このため、植食性昆虫の相互作用を植物の食いつくしが生じるという極端な場合だけに限定する傾向があった。しかし、誘導防御反応に見られるように、被食に対する植物のさまざまな形質の変化が明らかになるにつれて、植物を介した昆虫種間の相互作用の可能性が大きな広がりを見せはじめた。

ここでは、これまでの研究結果に基づいて、植物の形質の変化を通じた昆虫間の相互作用の特徴について整理してみたい。しかし、すでに述べたように、この分野の研究はようやく始まったばかりであり、研究例もまだ少ない。さらに、研究結果が取り扱うシステムに大きく依存している可能性があり、明確な結論を出せる段階にはほど遠い。そのため、ここで行なう整理は、今後の研究の見通しを立てるためのものであることをまずお断りしておきたい。

Fig. 2a に昆虫による被食後の植物の生化学的な変化を検討した。半数近くで防御物質の増加やチッソ・アミノ酸レベルの変化が認められた。変化が見られない場合も結構あるが、ここでは季節特性や形態の変化については示されていない。これは、この問題を扱った研究の多くが、植物の化学的な防御反応に注目したものであるという理由からである。さらに、実際には変化が起こったにもかかわらず、検出できなかった可能性もある。なぜなら、被食後の植物の生化学的な変化やその大きさは、被食部位、被食時期、遺伝子型、年齢などの植物自身の要因と、生育場所の栄養塩類や光条件あるいは乾燥などの環境ストレスと他の植物との種間競争などの外的要因に大きく左右されるからである (COLEY *et al.* 1985; BRYANT *et al.* 1987; SCHULTZ 1988; WHITHAM *et al.* 1991; COLEMAN & JONES 1991; FRITZ 1992)。これに加

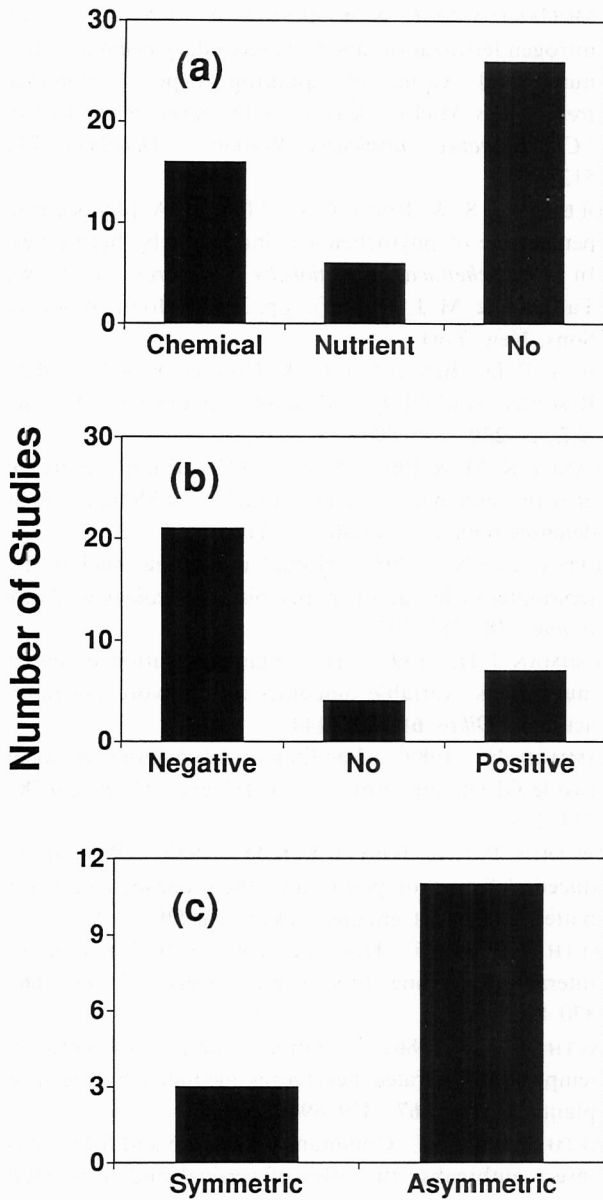


Fig. 2. Characteristics of plant-mediated interactions. (a) Chemical changes in plant tissues following insect herbivory. Detected changes were classified into Chemical (defense chemicals), Nutrient (nitrogen or amino acids), and No (no response). (b) Effect of changes in plant attributes resulting from herbivory by one insect species on another, both being temporally or spatially separated species sharing the same plant. (c) Type of plant-mediated interactions according to whether an interaction is symmetrical or asymmetrical. Data are from Table 1 in Faeth (1991) and studies done after 1991.

えて、植物の反応が時間の遅れを伴う場合もある (SCHULTZ 1988). 実験計画の段階でこれらの要因が十分に考慮されていない場合も多く、ここで示された結果は、植物の変化についてかなり過小評価されている可能性が高いと思われる。

次に、時間的・空間的にすみ分けている種間の相互関係について、被食後の植物の変化がもう一方の昆虫にどのような影響を与えているかを検討した (Fig. 2b). 一般には被食によって植物の防御効果が高くなることが多いため、マイナスの影響が多いというのは納得できる。しかしその一方で、何ら効果が認められなかったものや、むしろプラスの影響が見られたことは注目に値する。なぜなら、同じ資源を利用する種間の関係は資源量の低下を引き起こすため、競争的であると考えられており、プラスの影響についてはこれまでほとんど見過ごされてきたからである。しかし、植物の変化は被食時におけるさまざまな要因によって大きく変わりうるので、今後はこれまであまり省みられなかった協調的な側面についても大いに注目する必要がある (DAMMAN 1989; CAPPUCCINO 1993).

昆虫間の相互作用の強さについて、同じ程度に影響を与え合う「対称的」なものか、あるいは一方の影響が他方から受ける影響に比べてはるかに大きい「非対称的」なものかに分類した (Fig. 2c). その結果、植物を介する相互関係では、しばしば他種に与える影響が他種から受ける影響よりも著しく大きいという非対称的な相互作用の特徴が明らかになった。この非対称的な相互作用は、春先の食害が季節の後半に現われる昆虫に影響するといった、利用時期が異なる種間の関係において特に顕著なものである。

最後に、時間的あるいは空間的にすみ分けている種や分類的に遠く離れた種の間にも、植物の変化を通して相互関係が成立していることが明らかになったことは、きわめて重要である。なぜなら、従来このようなニッチの異なる種の間には明確な相互関係は成立しないと考えられており、ほとんど研究の対象とならなかったからである。

これまでの研究が不十分な点を抱えているとはいえ、植物を介した昆虫の種間相互作用の研究は、従来の考え方が見過ごしてきた生物種間の相互関係の新たな側面をつぎつぎに浮かび上がらせている。このような特徴を産みだす要因として重要な役割を担っているのが「間接効果」であることは言うまでもない。相互作用の強さやその結果が間接効果によって様変わりする可能性について

は、種間関係を多様化させる原因としてその重要性が指摘されている (STRAUSS 1991; HIGASHI & BURNS 1991)。植物を介する昆虫種間の相互作用系は、生物間の相互関係における間接効果の役割を理解する上できわめて適しており、今後の成果が大いに期待される。

被食に対する植物の反応が、わずかな食害レベルですでに生じることから、植物の変化を通した昆虫種間の相互作用が自然界においてかなり普遍的に見られることは、もはや疑いのない事実である。植物の形質の変化が昆虫種間の相互作用の多様性と可塑性にどのような影響を与えているか、という問題に対するアプローチはようやく始まったばかりである。しかし、現在まで得られているわずかな知見だけからも、これまで見過ごされてきた相互作用の重要な側面が浮き彫りにされている。今後は、幼虫期だけでなく成虫期を含めた昆虫の個体群の長期的なデモグラフィの解析と植物の形質の変化をコントロールする野外操作実験を駆使することにより、植物の形質の変化を通した昆虫種間の相互作用の具体的なメカニズムを明らかにすることが必要である。それによって、われわれがこれまで見落としてきた生物種間の相互関係のダイナミックな側面の理解が大きく進むに違いない。

摘 要

1. 植食者の被食による植物の形質の変化を介した昆虫種間の相互作用について、その考え方と具体例を紹介した。

2. 栄養段階の「たて」の関係については、植物の形質の変化が天敵の作用を変えることにより、植食性昆虫の生存率に間接的に影響を与える可能性がある。

3. 栄養段階の「よこ」の関係 (ギルド種間の関係) については、植物の変化を通して、時間的にすみ分けたり、空間的にすみ分けている昆虫の間に間接的に相互作用が成立する。さらに、分類的に遠く離れた種間にも相互作用が認められる。

4. 植食者の被食に対する植物の反応は、内的、外的なさまざまな要因によって変わりうる。これが、種間相互作用をより複雑にしている大きな要因である。

5. 植物の形質の変化を介した昆虫種間の相互作用は、しばしば非対称的である。また、これまであまり問題にされなかった相互作用の協調的な側面の重要性が指摘され始めた。

引用文献

BRYANT J. P., CLAUSEN T. P., REICHARDT P. B.,

MCCARTHY M. C. & WERNER R. A. (1987) Effect of nitrogen fertilization upon the secondary chemistry and nutritional value of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) leaves for the large aspen tortrix (*Choristoneura conflictana* Walker). *Oecologia* **73**: 513-517.

COLEMAN J. S. & JONES C. G. (1991) A phyto-centric perspective of phytochemical induction by herbivores. In: *Phytochemical induction by herbivores* (eds D. W. Tallamy & M. J. Raupp), pp. 3-45. John Wiley & Sons, New York.

COLEY P. D., BRYANT J. P. & CHAPIN F. S. I. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895-899.

CLANCY K. M. & PRICE P. W. (1987) Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology* **68**: 733-737.

CUPPUCCINO N. (1993) Mutual use of leaf-shelters by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecological Entomology* **18**: 287-292.

CUSHMAN J. H. (1991) Host-plant mediation of insect mutualisms: variable outcomes in herbivore-ant interactions. *Oikos* **61**: 138-144.

DAMMAN H. (1989) Facilitative interactions between two lepidopteran herbivores of *Asimina*. *Oecologia* **78**: 214-219.

EDWARDS P. J. & WRATTEN S. D. (1983) Wound induced defences in plants and their consequences for patterns of insect grazing. *Oecologia* **59**: 88-93.

FAETH S. H. (1985) Host leaf selection by leaf miners: interactions among three trophic levels. *Ecology* **66**: 870-875.

FAETH S. H. (1986) Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology* **67**: 479-494.

FAETH S. H. (1987) Community structure and folivorous insect outbreaks: the roles of vertical and horizontal interactions. In: *Insect outbreaks* (eds P. Barbosa & J. C. Schultz), pp. 135-171. Academic Press, San Diego.

FAETH S. H. (1988) Plant-mediated interactions between seasonal herbivores: enough for evolution or coevolution? In: *Chemical mediation of coevolution* (ed K. C. Spencer), pp. 391-414. Academic Press, New York.

FAETH S. H. (1992) Interspecific and intraspecific interactions via plant responses to folivory: an experimental field test. *Ecology* **73**: 1802-1813.

FAETH S. H. & BULTMAN T. L. (1986) Interacting effects of increased tannin levels on leaf-mining insects. *Entomologia experimentalis et applicata* **40**: 297-300.

FRITZ, R. S. (1992) Community structure and species interactions of phytophagous insects on resistant and susceptible host plants. In: *Plant resistance to herbivores and pathogens* (eds R. S. Fritz & E. L. Simms), pp. 240-277. University of Chicago Press, Chicago.

- GANGE A. C. & BROWN V. K. (1989) Effects of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant. *Oecologia* **81**: 38-42.
- GREEN T. R. & RYAN C. A. (1972) Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. *Science* **175**: 776-777.
- HAIRSTON N. G., SMITH F. E. & SLOBODKIN L. B. (1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* **94**: 421-425.
- HARRISON S. & KARBAN R. (1986) Effects of an early-season folivorous moth on the success of a later-season species, mediated by a change in the quality of the shared host, *Lupinus arboreus* Sims. *Oecologia* **69**: 354-359.
- HAUKIOJA E. & NEUVONEN S. (1987) Insect population dynamics and induction of plant resistance: the testing of hypotheses. In: *Insect outbreaks* (eds P. Barbosa & J. C. Schultz), pp. 411-432. Academic Press, San Diego.
- HIGASHI M. & BURNS T. P. (eds) (1991) Theoretical studies of ecosystems. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HUNTER M. D. (1987) Opposing effects of spring defoliation on late season oak caterpillars. *Ecological Entomology* **12**: 373-382.
- HUNTER M. D. (1992) Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. In: *Effects of resource distribution on animal-plant interactions* (eds M. D. Hunter, T. Ohgushi & P. W. Price), pp. 287-325. Academic Press, San Diego.
- HUNTER M. D. & WILLMER P. G. (1989) The potential for interspecific competition between two abundant defoliators on oak: leaf damage and habitat quality. *Ecological Entomology* **14**: 267-277.
- HUNTER M. D. & SCHULTZ J. C. (1993) Induced plant defenses breached? Phytochemical induction protects an herbivore from disease. *Oecologia* **94**: 195-203.
- KARBAN R. (1983) Induced responses of cherry trees to periodical cicada oviposition. *Oecologia* **59**: 226-231.
- KARBAN R. (1986) Interspecific competition between folivorous insects on *Erigeron glaucus*. *Ecology* **67**: 1063-1072.
- KARBAN R. & CAREY J. R. (1984) Induced resistance of cotton seedlings to mites. *Science* **225**: 53-54.
- KARBAN R., ADAMCHAK R. & SCHANHORST W. C. (1987) Induced resistance and interspecific competition between spider mites and a vascular wilt fungus. *Science* **235**: 678-680.
- KARBAN R. & MYERS J. H. (1989) Induced plant responses to herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 331-348.
- KAREIVA P. & SAHAKIAN R. (1990) Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. *Nature* **345**: 433-434.
- LAWTON J. H. (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* **28**: 23-39.
- LAWTON J. H. & MCNEILL S. (1979) Between the devil and the deep blue sea: on the problem of being a herbivore. In: *Population dynamics* (eds R. M. Anderson, B. D. Turner & L. R. Taylor), pp. 223-244. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LAWTON J. H. & STRONG D. R. J. (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist* **118**: 317-338.
- LEATHER S. R. (1993) Early season defoliation of bird cherry influences autumn colonization by the bird cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*. *Oikos* **66**: 43-47.
- MASTERS G. J. & BROWN V. K. (1992) Plant-mediated interactions between two spatially separated insects. *Functional Ecology* **6**: 175-179.
- MASTERS G. J., BROWN V. K. & GANGE A. C. (1993) Plant mediated interactions between above- and below-ground insect herbivores. *Oikos* **66**: 148-151.
- MOPPER S., MASCHINSKI J., COBB N. & WHITHAM T. G. (1991) A new look at habitat structure: consequences of herbivore-modified plant architecture. In: *Habitat structure* (eds S. S. Bell, E. D. McCoy & H. R. Mushinsky), pp. 260-280. Chapman and Hall, London.
- MORAN N. A. & WHITHAM T. G. (1990) Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology* **71**: 1050-1058.
- MYERS J. H. & BAZELY D. (1991) Thorns, spines, prickles, and hairs: Are they stimulated by herbivory and do they deter herbivores? In: *Phytochemical induction by herbivores* (eds D. W. Tallamy & M. J. Raupp), pp. 325-344. Wiley, New York.
- NIEMELA P. & TUOMI J. (1987) Does the leaf morphology of some plants mimic caterpillar damage? *Oikos* **50**: 256-257.
- PAIGE K. N. & WHITHAM T. G. (1987) Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* **129**: 407-416.
- PRICE P. W., BOUTON C. E., GROSS P., MCPHERON B. A., THOMPSON J. N. & WEIS A. E. (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 41-65.
- SCHULTZ J. C. (1983) Impact of variable plant defensive chemistry on susceptibility of insects to natural enemies. In: *Plant resistance to insects* (ed P. Hedin), pp. 37-54. American Chemical Society, Washington, D. C.
- SCHULTZ J. C. (1988) Plant responses induced by herbi-

- vores. *Trends in Ecology & Evolution* **3**: 45-49.
- SOUTHWOOD T. R. E. (1986) Plant surfaces and insects-an overview. In: *Insects and the plant surface* (eds B. Juniper & R. Southwood), pp. 1-22. Edward Arnold, London.
- 鈴木信彦 (1993) 被食に対する植物のさまざまな対応。「動物と植物の利用しあう関係」(鷺谷いづみ・大串隆之 編), pp. 129-141. 平凡社, 東京.
- STRAUSS S. Y. (1991) Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology & Evolution* **6**: 206-210.
- 高林純示 (1992) ボディガードを雇う植物。「地球共生系とは何か」(安部琢哉・東正彦 編), pp. 184-199. 平凡社, 東京.
- TURLINGS T. C. J., TUMLINSON J. H. & LEWIS W. J. (1990) Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* **250**: 1251-1253.
- VET L. E. M. & DICKE M. (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology* **37**: 141-172.
- VINSON S. B. (1976) Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* **21**: 109-133.
- 鷺谷いづみ・大串隆之 (1993) 動物と植物の利用しあう関係. 平凡社, 東京.
- WHITE T. C. R. (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* **63**: 90-105.
- WHITHAM T. G., MASCHINSKI J., LARSON K. C. & PAIGE K. N. (1991) Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. In: *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (eds T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, W. W. Benson & P. W. Price), pp. 227-256. Wiley, New York.
- WILLIAMS H. J., ELZEN G. W. & VINSON S. B. (1988) Parasitoid-host-plant interactions, emphasizing cotton (*Gossypium*). In: *Novel aspects of insect-plant interactions* (eds P. Barbosa & D. K. Letourneau), pp. 171-200. Wiley, New York.
- WILLIAMS K. S. & MYERS J. H. (1984) Previous herbivore attack of red alder may improve food quality for fall webworm larvae. *Oecologia* **63**: 166-170.