

樹木を介した植食者間の相互作用に関する生態学的研究

山崎 一夫

I 結論

捕食、寄生などの直接的相互作用(直接効果)だけでなく、間接的相互作用(間接効果)も生物の生活史や群集構造に大きな影響を及ぼすと考えられ、近年重点的に研究が行われている。間接効果は密度媒介間接効果と形質媒介間接効果の2つに分類されている。このうち、形質媒介間接効果は、介在する種の形質変化を介した間接効果であり、密度媒介間接効果ほど研究が進んでいない。形質媒介間接効果の代表的な例は、植食者 A が植物を摂食すると、植物は防御物質の増加、葉の硬化などの形質変化を引き起こし、後から植物を利用する植食者 B の生存率が低下するというようなケースである。このような植物を介した植食者間相互作用の研究は、群集生態学の基礎的な研究課題としても、保全や有害生物管理などの応用面からも重要性が高まっている。

本研究では吸汁性種、ゴール形成種、リーフマイナー(潜葉性種)など多様な摂食習性をもつ植食性昆虫を中心に、樹木を介した植食者間相互作用の研究を行った。そして、これら植食者の摂食習性の違いがいかに異なる植物の形質変化を引き起こし、それが相互作用のパターンを決めるかを示した。また、これらの新たなパターンの発見が生物多様性保全や害虫防除などに与える示唆や展望についても考察した。

II ジャヤナギハマキハバチの寄主利用

葉巻型のゴール(虫えい: 昆虫により変形、増大された植物組織)を作るジャヤナギハマキハバチ *Phyllocolpa* sp. の寄主利用パターンを決める要因を、植物の葉の形質と天敵としての他の植食性昆虫に着目して探索した。本種は京都府木津川河川敷に自生する7種のヤナギのうちジャヤナギ、コゴメヤナギ、オオタチヤナギの3種を利用し、他の4種には全く産卵されなかった。3種のうちコゴメヤナギで卵密度が低い傾向があった。

以上のような寄主植物利用パターンを、葉の形質と他の食葉性昆虫から解釈した。その結果、マルバヤナギは展葉フェノロジーが遅いため利用されないこと、ネコヤナギは葉の質的条件が劣悪なために利用されないこと、カワヤナギは葉の形態により利用されないと考えられた。コゴメヤナギは葉サイズが小さくて幼虫が食物不足になることと、他の植食性昆虫によりゴールが破壊されることが、寄主としてあまり好まれない理由であると考えられた。ただし、タチヤナギが利用されない要因は不明であった。

このように、葉の形質と他の食葉性昆虫の存在が協同的に作用して本種の寄主利用パターンが決定されていると考えられた。このことから、ゴール形成者は寄主植物との関係とともに、ゴールの誘導形成を介して他の植食性昆虫とも相互作用しているといえる。

III 絶対的えい食者ヤドリノミゾウムシの生態

ゴールはゴール形成者によって改変された良好な植物組織なので、他の植食者にとっても魅力的な食物資源である。しかし、ゴールのみを利用して発育する絶対的えい食者の報告は稀である。そこで、絶対的えい食者と考えられるヤドリノミゾウムシの生活史を調査した。

本種は、春季にケヤキの葉に形成されるケヤキハフクロフシ(ケヤキヒトスジワタムシというアブラムシによる閉鎖型のゴール)に寄生する。近畿地方での調査の結果、ゾウムシの成虫はゴール壁に卵を産み込み、幼虫はゴール内部に侵入しゴール内壁を摂食して発育し、蛹となり、羽化するとゴール壁を破って脱出した。ゴール内部のアブラムシは全滅した。6ヶ所の調査の結果、3ヶ所でゾウムシによる寄生がアブラムシの最大の死亡要因になっていた。そのため、ゾウムシのアブラムシに与える影響は大きいものと考えられた。このアブラムシは不妊カーストである兵隊アブラムシを産生することが知られているが本種のようなゴール壁に穴を開けて内部へ侵入する天敵への対抗適応である可能性が示唆された。

また、本種はリーフマイナーの祖先種からえい食者としての生活様式を進化させたため、アブラムシがゴールの誘導形成を介してゾウムシの食性の進化に影響を与えたと考えられよう。

IV フジの癌腫病ゴールを利用する節足動物群集

ゴールは植食者、捕食者、捕食寄生者、二次利用者などのさまざまな生物に利用されるが、バクテリアやウイルスのゴールと節足動物の関係はほとんど調査が行われてこなかった。本研究では、基礎、応用両面の必要性から、フジの癌腫病ゴール(バクテリアによってフジの幹や枝に形成される不定形の瘤)の節足動物群集の調査を行った。

大阪府下の6ヶ所でゴールをサンプリングし室内飼育すると、11目33科49種の節足動物が脱出した。優占種はゴール食者のニセマメサヤヒメハマキ、ヒメコスカシバなどの小蛾類の幼虫、キアシハネオレバエの幼虫、デトリタス食者のウスアカフサヤスデなどであった。ニセマメサヤヒメハマキは5ヶ所で確認され、最も個体数が多かったため、今後、バクテリアのベクターとなっている可能性を検討していくべきである。

また、ゴールサイズと節足動物の種数、個体数との関係を解析したところ、節足動物の種数、個体数ともにゴールサイズと正の相関が認められた。この結果は、バクテリアが増殖してゴールが大きくなると、ゴールの誘導形成という植物の反応を介して、節足動物の多様性と個体数を高めていると解釈できる。

V 早期落葉を介したイチイガシモグリチビガのシカによる捕食

植食者に加害された葉が本来より早い時期に落葉する現象は、「早期落葉」と呼ばれ、リーフマイナーなどの定着性の昆虫類の大きな死亡要因となることが知られている。これは、植物が昆虫の食害に対して生理的反応を起こし離層を形成することにより昆虫を葉と一緒に地表へ落としてしまい、枯れゆく葉の中で昆虫は死亡してしまう植物側の防御ととらえることができる。今回、奈良公園において、リーフマイナーであるイチイガシモグリチビガにより、イチイガシに早期落葉が起こり、それをシカが捕食する場面を観察したので、この3者の関係を野外調査と室内実験により解明した。

その結果、早期落葉は早春に激しく起こっていたが、リーフマイナーは落下葉の中で发育を完了して羽化できることが判明した。しかし、シカは他の食物が少ないこの時季には落葉を好んで摂食し、そのため落葉内部のリーフマイナーのかかりの死亡要因となっていた。本研究は、早期落葉という植物の形質変化を介した草食

動物による植食性昆虫の捕食という新たな相互作用を見出したといえる。

VI 導管液をめぐるクマゼミと他の昆虫類の相互作用

セミ科の昆虫は他の多くの昆虫には利用できない導管液を摂食する。本研究では、大阪の都市公園で導管液をめぐるクマゼミと他の昆虫類が相互作用を起こすことを見出し、観察、実験を行った。

大阪市内の都市公園2ヶ所において植栽されたケヤキで、7月下旬～8月中旬にクマゼミとその吸汁跡に集まる昆虫類を観察した。その結果、クマゼミの吸汁跡からの滲出液をハナムグリ類、アリ類、セグロアシナガバチ、セナガアナバチが摂食していた。

これらの昆虫類の行動を詳しく観察したところ、アリ類、セグロアシナガバチ、セナガアナバチはクマゼミが退いた後の滲出液を利用していた。したがって、これらはクマゼミに害を与えないので、片利共生者と考えられる。一方、ハナムグリ類は確かに吸汁跡を利用するが、吸汁中のクマゼミを押しつけて、滲出液にありつく場面も観察された。そのため、ハナムグリ類は片利共生者であり、クマゼミが樹皮に穴を開けて導管液を滲出させる労働を搾取する労働寄生者でもあるという。さらに、人為的に吸汁中のクマゼミを除去し、これらの昆虫類が実際に集来することも確認した。

他の昆虫類が利用していた滲出液は、導管液に少量の篩管液が混入したものと考えられる。昆虫類は水とミネラルの摂取のために滲出液を利用しているのであろう。本研究は、セミと他の昆虫類が導管液の滲出利用をめぐる相互作用を起こしている例と考えられる。

VII 紅葉の適応的意義に関する新仮説

紅葉は身近な関心事であるにも関わらず、なぜそのような性質が進化したのか考察されることは少なかった。しかし、近年、紅葉の適応的意義を説明する理論に注目が集まり、いくつかの仮説が提唱されている。

本研究では、従来の仮説の問題点に着目し以下のような新仮説を考案した。紅葉にはコストがかかるため紅葉する木は活力があり、防御よりも生長に投資するので良質である。そのため、秋季に移住するスペシャリストのアブラムシは、紅葉する木に誘引される。アブラムシは翌春、アリを誘引し、アリは他種のアブラムシや植食者から木を防衛すると考える。このような状況下では、他種のアブラムシは紅葉を回避する方向に選択圧がかかると考えられる。そのため、アブラムシ種間で紅葉をシグナルとした棲み分けが起こることになる。このように、紅葉はスペシャリストの好蟻性アブラムシを誘引し

随伴するアリによって木を天敵から保護してもらおうと同時に、アブラムシの多種共存をも促すシグナルであるという仮説である。さらに、新仮説の制限や問題点、検証方法についても議論し、アブラムシ以外の好蟻性半翅類(カイガラムシ類など)および新葉や春季の古葉の赤色や黄色にも適用できる可能性を示した。

VII 結論

以上の事例研究の意義について以下に考察を示す。

最初に、新たなパターンの植物を介した植食者間相互作用を見出した意義がある。例えば、ジャヤナギハマキハバチの研究からは、植物種の形質と他の植食者の存在が共同的に働いて、ゴール形成者の寄主利用が決まることが初めて示された。また、フジのゴールの研究からは、植物病原性細菌がゴールの誘導形成を介してさまざまな節足動物と相互作用するという新しいパターンが発見された。さらに、イチイガシモグリチビガの研究からは、リーフマイナーが早期落葉を介して草食動物と相互作用するという新たなパターンが見出された。

次に、さまざまな摂食習性の植食者を比較することにより、植食者の摂食習性が植食者間相互作用のパターンを決めることが明らかになった意義がある。ゴール形成者は植物組織を改変し質的に良好な食物と快適な微気象を提供するので、えい食者がそれを利用し、そのためゴール形成者は負の影響を受ける。リーフマイナーは選択落葉を引き起こしたため、シカは普段利用できない高所の葉を利用できたのである。導管液食者(クマゼミ)は導管液の滲出を介して他の昆虫との相互作用が生じていたが、篩管液食者(アブラムシ)は甘露の生産によりアリを誘引しそれが樹木上での多種間相互作用につながる可能性を論じた。

最後に、これらの研究から応用昆虫学、植物病理学、保全生態学などの応用的な研究分野への示唆が得られる点が重要である。例えば、フジのゴールの研究からは、癌腫病の防除には優占的なえい食者が細菌のベクターとなっている可能性を検討する必要性が示唆された。イチイガシモグリチビガの研究からは、シカが意外な経路で生物群集に影響を与えうることが示された。近年、ニホンジカの密度が増加し、農林業被害など多くの問題を起こしている。今後もシカの密度の

増加は思わぬ影響を生物群集に与えるかもしれない。紅葉の適応的意義を明らかにすることは、諸分野の統合のきっかけになると考えられるうえ、紅葉が植食性昆虫に対する直接的あるいは間接的な防御を示すものならば、紅葉する樹種や木個体を緑地などに植栽することは、害虫の発生を防ぐことにつながるだろう。

謝辞 本研究を遂行するに当たってご指導いただいた京都大学農学研究科の藤崎憲治教授、大崎直太准教授、久野英二名誉教授、西田隆義博士、大澤直哉博士に深く感謝する。また、京都大学人間・環境学研究科の加藤真教授には、さまざまな助言をいただいた。大阪市立環境科学研究所の今井長兵衛博士、高倉耕一博士および水環境担当の方々には、本論文の作成に当たり、ご高配とご協力いただいた。合わせて心よりお礼申し上げます。

(本稿は、著者が京都大学において平成20年11月25日に博士(農学)の学位を授与された際の論文の概要であり、その詳細は以下に掲載されている。)

- 1) Yamazaki K, Sugiura S. Bionomics of the gall-parasitic flea weevil *Rhynchaenus hustachei* (Coleoptera: Curculionidae). *Entomol Sci* 2001; 4:239-242.
- 2) Yamazaki K, Ohsaki N. Willow leaf traits affecting host use by the leaf-gall-forming sawfly. *Popul Ecol* 2006; 48:363-371.
- 3) Yamazaki K. Cicadas "dig wells" that are used by ants, wasps and beetles. *Eur J Entomol* 2007; 104:347-349.
- 4) Yamazaki K, Sugiura S. Deer predation on leaf miners via leaf abscission. *Naturwissenschaften* 2008; 95:263-268.
- 5) Yamazaki K, Sugiura S. Arthropods associated with bacterium galls on wisteria. *Appl Entomol Zool* 2008; 43:191-196.
- 6) Yamazaki K. Autumn leaf colouration: a new hypothesis involving plant-ant mutualism via aphids. *Naturwissenschaften* 2008; 95:671-676.
- 7) Yamazaki K. Colors of young and old spring leaves as a potential signal for ant-tended hemipterans. *Plant Signal Behav* 2008; 3:984-985.