

植食性昆虫と土壤菌が樹木の多様性の維持と遷移のカギを握ることを解明 —樹木の実生を用いた大規模な野外生態系実験で実証—

フィールド科学教育研究センター・門脇浩明特定助教（研究当時、現：白眉センター/農学研究科 特定准教授）、生態学研究センター・東樹宏和准教授らの研究グループは、大規模野外操作実験を通じて植食性昆虫と土壤微生物が樹木の多様性の維持や種の移り変わり（遷移）のカギを握る重要な要因であることを明らかにしました。

森林は多様な種類の樹木が共存することで成り立っています。その多様性を維持する仕組みとして、植食性昆虫や土壤微生物が特定の樹種だけが増加するのを制御しているのではないかと考えられてきました。しかし、森林は非常に複雑なシステムであるため、実際に植食性昆虫や土壤微生物がどのように働き、樹木群集を形作っているのかは明らかされていませんでした。本研究ではそれを検証するため、樹木がその定着場所の環境や生物相（植食性昆虫や土壤微生物）を変化させ、更にその変化が今後、周囲に定着する実生（芽生え）の成長や生存にまで波及する過程（「生態的フィードバック」現象と呼びます）を実験的に再現しました。具体的には、ミニ森林生態系を土から作り、実生を移植することで成長を追跡し、同時に、節足動物（昆虫・クモ類）と土壤菌の網羅的な大規模野外調査を行いました。地上および地下における樹木と様々な生物との相互作用のネットワークが実生の定着や成長に及ぼす影響を生態系レベルで検出することに成功しました。

本研究成果は、2021年2月18日に国際学術誌「*Oecologia*」にオンライン発表されました。



図 京都大学理学部植物園の実験サイトで観察された動物（植食性昆虫に加え、それらを餌とする捕食性の種も見られた）。

1. 背景

樹木の実生（みしょう；芽生えのこと）は、スケールの大きな森林からすると小さな存在です。しかし、実生の時期を生き抜いた個体のみが次世代の森林を担うメンバーとなります。そのため、どの実生がどこで生き残り、十分な成長を見せることができるのかを知ることは、森林の構造や組成を知るうえでとても重要となります。先行研究により、樹木がその定着場所の環境や生物相（植食性昆虫や土壤微生物）を変化させ、更にその変化が今後、周囲に定着する実生の成長や生存にまで影響することが示唆されていました（これを「生態的フィードバック」現象と呼びます）。しかし、森林は非常に複雑なシステムであるため、実際に植食性昆虫や土壤微生物がどのように働き、樹木群集を作っているのかは謎のままとなっていました。

温帯林では、「アーバスキュラー菌根性（用語解説）」と「外生菌根性（用語解説）」という異なる菌根タイプ（根に共生する土壤菌のタイプ）の樹種があり、外生菌根性の樹種はアーバスキュラー菌根性の樹種よりも優占する傾向がありますが、同一森林内で共存することが一般的に知られています。これらの共存・優占のパターンは、土壤微生物や植食性昆虫が引き起こす生態的フィードバックで説明できることが予想されます。今回の研究ではこれら二つの菌根タイプの樹種を研究対象に設定することで、温帯林の樹木群集の決定要因として植食性昆虫と土壤菌が生み出す生態的フィードバックの役割を検証することを目的としました。特に、小さな実生は植食性昆虫と土壤菌の影響を受けやすいことに着目し、（1）植食性昆虫と土壤菌が実生に与える影響はどの樹木の足下で成長するのかによって異なること、（2）その成長の違いが樹木の多種共存を促したり種組成の移り変わりを促したりする可能性について検証しました。

2. 研究手法・成果

本研究では、森林生態系そのものを人工的に再現する大規模野外実験のアプローチにより、（1）植食性昆虫は土壤菌よりも、植物の種に対し、より特異性の高い生態的フィードバックをもたらすこと、（2）植食性昆虫の生態的フィードバックが強い種では土壤菌による生態的フィードバックの効果が弱い傾向にあることを明らかにしました。これは、樹木群集の共存や遷移を正しく理解するうえで、地上の植食性昆虫と地下の微生物の効果を同時に考慮しなければないこと、そして、それらの効果の違いには一定の傾向が見られるることを示す成果と言えます。

実験では、アーバスキュラー菌根性と外生菌根性のそれぞれを代表する京都の森林構成を4種ずつ選び、合計8種を用いて実験を行いました。はじめに、1.2メートル四方の区画に低温殺菌した実験用土を加え、根に土壤菌を保有している樹木の苗木を植えました。菌根タイプごとに別の区画に植えることで、樹種の効果と菌根タイプの効果を同時に評価できる設計としました。そこに加えて、ガラス室で土壤菌や植食性昆虫がつかないように別途栽培しておいた実生を、苗木の足下の土壤に植えて育てました。実生を移植して2度の成長期を経た1年半後、実生を一個体ずつ丁寧に根から掘り起こして収穫し、植食性昆虫や土壤菌の影響を反映する様々な成長形質を測定しました。具体的には、地上部の乾燥重量・地上部に対する地下部への投資量・茎の太さ・葉の食害面積・葉のクロロフィル含量などの形質が、どのような処理区のもとで高くなるのか（あるいは低くなるのか）を調べました。

実験に用いた8種の樹木のうち2種において、植食性昆虫が実生の葉の食害率に与える効果が検出されました。2種のうちの1種であるヤブツバキ（アーバスキュラー菌根性）は、同種の樹木の足下でその実生の葉がより食べられにくくなり、もう1種であるコナラ（外生菌根性）は、逆に食べられやすくなる傾向が見られました。一方、土壤菌が実生の成長に与える効果を調べると、同じ菌根タイプの樹種の足下で育つ場合、異なる菌根タイプの樹木の足下で育つ場合と比べ、ヤブツバキとコナラを除く多くの樹種で成長が良くなる傾向が

ありました。土壌菌の影響は、同種か異種のいずれの足下で育つかどうかよりも、菌根タイプという樹種よりも大きなグループにおいてより強く見られました。また、植食性昆虫の影響が強くみられる種ほど土壌菌の影響は見られなくなる傾向がわかりました。それらの分析と並行して、植食性昆虫や土壌菌が苗木から実生へどのように移ったのかについて昆虫や菌の種組成の指標を用いて調べると、苗木と実生が同じ菌根タイプの場合に、異なる菌根タイプの場合よりも有意に土壌菌が移りやすい傾向が明らかになりました。しかし、植食性昆虫の移りやすさは同種か異種か、あるいは菌根タイプの一一致による影響は見られませんでした。

以上の結果をまとめると、植食性昆虫が引き起こす生態的フィードバックは、樹種が同種か異種かという種レベルで生じるのに対し、土壌菌では樹種よりも大きなグループである菌根タイプが同じかどうかというスケールで生じる傾向が明らかになりました。植食性昆虫は土壌菌よりも特定の樹種との結びつきが強く、その結びつきの強さの違いを反映して、植食性昆虫と土壌菌は異なる階層で生態的フィードバックをもたらすことが示唆されました。また、植食性昆虫の影響が強くみられる種ほど土壌菌の影響は見られなくなるという傾向から、地上と地下の生物が影響しあって樹木の共存や遷移に関与する可能性が考えられます。本研究は、アーバスキュラー菌根性と外生菌根性という温帯林で共存する樹木群集を用いて、地上と地下での植物と様々な生物とのネットワークが実生の定着や成長に影響することを生態系レベルで実験的に示した初めての研究です。

3. 波及効果、今後の予定

本研究結果から樹木の多様性の維持や遷移のカギを握るのは、植食性昆虫と土壌微生物の存在であることが分かりました。この知見を応用し、農業・林業・園芸などの産業にも役立てることができるのではないかと期待しています。例えば、ツバキ類（ヤブツバキやチャノキなど）を固めて植えて害虫を防ぐ効果や、里山を代表するコナラは適度に伐採して間引き害虫の蓄積と食害拡大を抑制する効果が考えられます。今後は、なぜ樹種によってこうした傾向が異なるのかに光を当て、森林における多様な生物どうしのネットワークが果たす知られざる役割を解明する研究に取り組んでいきたいと思います。

4. 研究プロジェクトについて

関連研究機関：東北大学生命科学研究所

出資者：最先端・次世代研究開発支援プログラム（GS014）京都大学

JST さきがけ（JPMJPR16Q6）京都大学

Human Frontier Science Program （RGPO029/2019）京都大学

日本学術振興会特別研究員（13J02732）京都大学

<用語解説>

●フィードバック：A が B に影響し、その影響が B から A に跳ね返るというように、一方向に影響するのではなく、双方向に影響しあう関係を示す。ここでは、植物が周囲の環境に影響を与え、その影響が植物自身の成長やそこに定着しようとしている次世代の植物にまで及ぶことを意味する。

●アーバスキュラー菌根性：日本の森林の樹木の大部分はこれらの菌根タイプに分類され、アーバスキュラー菌根菌と共生するグループである。例えば、モミジ・サクラ・ツバキ・クスノキなどの樹種が含まれる。

●外生菌根性：日本の森林を優占し、林冠を構成する樹木はこれらの菌根タイプにグループ分けされ、外生菌根菌と共生するグループである（一部の外生菌根菌は、マツタケやテングタケのように、地上にきのこをつくるので目立ちやすい）。主に、ブナ科（コナラ・コジイなど）・マツ科（アカマツなど）・カバノキ科などに属す

る種が該当する。

<研究者のコメント>

本研究は多くの段階を経て、大きな成果へと実を結びました。10トンの土壌を準備するところから始まり、1600個体にも及ぶ樹木（苗木・実生）の栽培を経て、育てた実生を全て手作業で根の先まで掘り起こし、さらにその根の先端からピンセットで採取したDNAサンプルを分析しました。その後、保存していた全ての実生の葉・茎・根をスキャンし、画像分析で食害面積を推定しました。194種の昆虫と752種の土壌菌を調べあげ、全データを解析しました。誰も取り組まなかったスケールの生態学実験ができたことを嬉しく思います。同時にそれらを支えてくださった延べ100名の京都大学の学生アルバイトの皆さんに感謝します。

<論文タイトルと著者>

タイトル：Aboveground herbivores drive stronger plant species-specific feedback than belowground fungi to regulate tree community assembly（地上性の植食性昆虫は、地下性の菌類よりも強い樹種特異的なフィードバックを生み出し、樹木群集集合を制御する）

著 者：門脇浩明（フィールド科学教育研究センター・特定助教；現：白眉センター/農学研究科 特定准教授）

山本哲史（京都大学理学研究科・助教）

佐藤博俊（京都大学人間・環境学研究科・助教）

田辺晶史（東北大学生命科学研究科・助教）

東樹宏和（京都大学生態学研究センター・准教授）

掲載誌：Oecologia

DOI : 10.1007/s00442-021-04868-0