

熱帯雨林の林冠は特異な節足動物が生息する場所なのか？

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者	市岡, 孝朗
巻/号	66巻2号
掲載ページ	p. 429-438
発行年月	2016年7月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





特集 3 東南アジア熱帯雨林林冠の節足動物の群集構造と多様性

熱帯雨林の林冠は特異な節足動物が生息する場所なのか？

市岡 孝朗*

京都大学大学院人間・環境学研究科

How many arthropod species specific to the canopy are there in tropical rainforests?

Takao Itioka*

Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University

要旨：熱帯雨林は生物多様性の宝庫として数多くの研究者を魅了してきた。その多様性の根幹をなすのは、昆虫類を中心とする節足動物である。なぜ、熱帯雨林では節足動物の種類が極度に多いのか。多様な節足動物の進化を促し、共存を許容する要因の一つとして、熱帯雨林の「大きな」林冠の存在に関心が払われてきた。熱帯雨林の樹木の生産・成長・繁殖活動の中心である林冠には、多様な樹種の梢・葉・花・果実が豊富に産み出されるほか、様々な着生植物、つる植物、絞め殺し植物が繁茂して、微気象的な環境要因が異なる多様な微小空間が集まってできあがった複雑な立体構造が形成されている。こうした林冠の特性が、熱帯雨林における節足動物の高い多様性の創出・維持に大きく貢献しているのではないかと考えられてきた。本論文では、この仮説を実証的に検証することをめざした、今日に至る一連の研究を整理して、今後の研究の展望を示すことを目的とした。仮説を検証する第一歩として、熱帯雨林の林冠には、同地の林床や他のタイプの森林の林冠と比べて、いかに多くの節足動物が生息しているかを示そうとした研究がなされてきた。これらの研究結果から、熱帯雨林ではほとんどの分類群で林冠と林床の両方に共通する種の数はかなり少ないこと、熱帯から温帯に向かって林冠の大きさ・複雑さが減少すると林冠の節足動物種数が減少することなどが示された。仮説のさらなる検証には、林冠のどの部分にどのような節足動物が生息しているのか、林冠のなかにみられる環境勾配に対して種構成がどのように変化するのか、節足動物が関与する生物間相互作用が林冠内の空間異質性に対してどのように反応しているのか、などといったことを具に明らかにする必要がある。しかし、熱帯雨林の林冠は、あまりに背が高いために研究活動が容易には進展せず、それらの問題を解決するための野外調査が進んで来なかった。高い林冠という障壁を克服するため、近年、林冠観測システムが世界中の熱帯のいくつかの地点に設置され、林冠の節足動物群集についての研究が急速に進展した。筆者らによる林冠のアリ類群集の資源利用様式に関する一連の研究成果を含む、林冠観測システムを用いた研究結果から、熱帯雨林の林冠には多様な微小環境が混在しており、その空間異質性に対応する形で、これまで予想されていた以上に多様で量も豊富な節足動物群集が存在していることが明らかになってきた。

キーワード：生物多様性、多種共存機構、空間異質性、昆虫類、アリ類

地上に残された最後の未知の生態系

熱帯雨林は、陸上においては、もっとも多彩で特異で固有度の高い多様な生物が生息する生態系である (Wilson 1992)。その生物多様性の中心をなすのが、昆虫をはじめとする節足動物である (Erwin 1982; Wilson 1992; Stork

1993; Ødegaard 2000; Novotný et al. 2002)。古くより、数多くの博物学者・研究者がその昆虫の多様性に魅了されてきた (たとえば、Wallace 1869)。しかし、同時に、熱帯雨林の林床に立った彼らは、何度も嘆息することになった。なぜなら、多くの昆虫の活動の舞台となる、熱帯雨林に生い茂る樹木の葉・花・実の多くは、地面からはるか上に展開する林冠の上部に集中しているからである。熱帯雨林の林冠は、地上 30 m 以上に展開し、時には 70

2015年5月1日受付、2015年12月28日受理

*e-mail: ichioka.takao.5m@kyoto-u.ac.jp

m以上に達する。その高さは、そこに生息する節足動物の多様性や生態の解明を現在にいたるまで阻んできた。このようなことから、熱帯雨林の林冠は、「地上に残された最後の未知の生態系」(井上 1994) としばしば表現される。

異質性に富む林冠の内部

熱帯雨林の林冠は「高さ」だけでなく、内部の構造の複雑さも際立っている。地表から林冠の最上層まで、高さの異なる多様な樹種の樹冠が何層にも時として不均一に重なり (Ashton and Hall 1992)、光条件や温湿度条件の複雑な環境勾配をもたらす (Kumagai et al. 2001)。また、林冠のあちこちに、様々な着生植物、つる植物、絞め殺し植物が繁茂して (Richards 1996; Whitmore 1998)、しばしばそれらが作る立体構造には土壌が形成される。こうして、熱帯の林冠には、気温、降水、湿度、日照などの環境要因が異なる、異質性に富んだ複雑な微小空間が形成されている。高くて分厚い林冠の内部には、均一な環境が広がっているわけではなく、複雑な立体構造のなかに、多様な微小環境が入り組んで存在している。

多種の節足動物が熱帯雨林で共存することを可能にするしくみの一つとして、このような空間の異質性が節足動物群集のニッチ分割にはたす役割を重視する見方がある (Stork 1997; Dial et al. 2006)。この役割の重要性を検証するには、熱帯雨林の林冠のどの部分のどのような場所にどのような節足動物が生息しているのか、微小環境が個々の節足動物の種や分類群・機能群の空間利用にどのように影響を与えているのか、といった問題を詳細に明らかにしていく必要がある。

林冠に挑むランビルヒルズ国立公園での研究

以上のように、熱帯雨林の林冠は、接近して詳細な調査が困難である場所であるにも関わらず、生物多様性をよりよく理解するために解くべき課題に富んだ空間なのである。そのような課題を意識しつつ、筆者は、1994年以来現在に至るまで、多くの共同研究者とともに、ボルネオ島の熱帯雨林域の中心に位置するサラワク州ランビルヒルズ国立公園の熱帯低地林において、林冠の節足動物群集を対象とした野外研究を行ってきた (場所や経緯の詳細については本特集の冒頭の乾・市岡を参照)。この小文では、林冠の立体構造が節足動物の群集構成や空間利用様式に与える影響を扱った先行研究をまとめ、その

動向を整理するとともに、筆者らによる関連する研究成果を紹介する。

林冠の昆虫は、多数で、多様で、独特か

熱帯雨林では、生産 (光合成) 活動は枝葉のしげる林冠の上層でおこなわれているうえ、上述の通り、成長中の新しい葉や花や果実の繁殖器官の多くも林冠の上層部分に集中していることが多いので、多様な分類群・種を擁する植食性昆虫、花蜜や花粉などを餌として利用し、しばしば植物の送粉を担う訪花性昆虫、さらには果実・種子食性昆虫、それらを餌とする捕食寄生性や捕食性の節足動物などの量 (個体数と現存量の両面)・多様性が、熱帯雨林の林冠上層では特に豊富なのではないかと予想されてきた。また、林冠の環境は、地表 (林床) 付近の環境とは大きく異なっているため、節足動物の種類構成は両者でかなり違っているのではないかという予想が成り立つ。これらの予想の検証を目的とする研究がこれまでにいくつかなされてきた。

それらのなかには、熱帯林の林床と林冠の両方で同一の方法によって特定の分類群の節足動物を採集し、その量や種多様性を比較することによって、節足動物の群集構造におよぼす林冠の存在意義を明らかにしようとする研究が数多くみられる。それらの研究の主なものを表1にまとめた。

量と種多様性については、林冠と林床のどちらにおいて高い値を示すかが分類群によって異なっているが、類似度の低さから林冠と林床の両方に共通して生息する種の割合が低く、群集の種構成が林冠と林床の間で大きく異なっている事例が大半を占めているのがわかる (Stork and Grimbacher 2006 は例外)。また、林床に比べて林冠では生息する種が少ないという結果が得られている場合を含め、未記載種や希少な種あるいは林冠と林床の一方でしかみられない種の割合は林冠で多くなっているという報告がいくつかなされている (表1中では Stork and Grimbacher 2006、その他 Longino et al. 2002; Wilkie et al. 2010; Floren et al. 2014 など)。これらの結果は、林冠の存在が熱帯雨林に生息する節足動物の多様性を高く保つうえで重要なはたらきをはたしていることを示している。林冠は林床付近の植生がそのまま上部に広がった空間ではなく、地表付近の林床とはさまざまな環境条件が異なり、生息している節足動物の種類構成が大きく異なる空間なのである。

表 1. 熱帯林において節足動物のある分類群の量と種数を林冠と林床の間で比較した研究のリスト。

対象分類群・機能群	サンプル方法	地域 (植生)	量 ¹⁰⁾	種数 ¹⁰⁾	類似度	出典
チョウ目						
タテハチョウ科果実吸汁種	餌トラップ	ボルネオ (雨林)	F>C	F>C	共通種 24% ¹⁾	Hill et al. (2001)
タテハチョウ科果実吸汁種	餌トラップ	ガーナ (季節林)	F>C	F>C	共通種 11%	Aduse-Poku et al. (2012)
タテハチョウ科果実吸汁種	餌トラップ	ボルネオ (雨林)	F>C	F>C	共通種 16% ²⁾	Schulze et al. (2001)
訪花性蝶類	訪花個体目視		C>F	C>F	—	(\varnothing)
スズメガ科・ヒトリガ科	ライトトラップ		C>F	C>F	共通種 26%	(\varnothing)
タテハチョウ科果実吸汁種	餌トラップ	コスタリカ (季節林)	F>C	C>F	—	DeVries et al. (2012)
タテハチョウ科果実吸汁種	餌トラップ	エクアドル (雨林)	F>C	C>F ³⁾	共通種 47%	DeVries et al. (1997)
シャクガ科	灯火トラップ	マレー半島 (雨林)	ns	ns	共通種 51% ⁴⁾	Intachant and Holloway (2000)
ヒトリガ科	灯火トラップ	コスタリカ (雨林)	ns	C>F	共通種 25%	Brehm (2007)
シャクガ科	灯火トラップ	(\varnothing)	ns	F>C	共通種 30%	(\varnothing)
コウチュウ目						
ハムシ科	叩き網 (クレーン)	パナマ (雨林・季節林)	C>F	C>F	共通種 16%・28%	Charles and Basset (2005)
コウチュウ全般	トラップ2種 (クレーン) ⁶⁾	オーストラリア (季節林)	ns	C>F ⁷⁾	共通種 72%	Stork and Grimbacher (2006)
ハチ目						
アリ科	各種 ⁸⁾	ボルネオ (雨林)	na	C>F	共通種 17% ⁹⁾	Brühl et al. (1998)
アリ科	餌トラップ	パナマ (季節林)	na	C>F	共通種 0%	Yanoviak and Kaspari (2000)
ゴキブリ目						
シロアリ科	土壌採集 (林床) 土壌・枯枝採集 (クレーン)	パナマ (季節林)	F>C	F>C	共通種 15%	Roisin et al. (2006)
虫癭形成者	一定面積 (林冠クレーン)	パナマ (季節林)	F>C	C>F	$J_{\text{Chao}}=0.0697$	Paniagua et al. (2009)
その捕食寄生蜂	(\varnothing)	(\varnothing)		F>C	$J_{\text{Chao}}=0.0715$	(\varnothing)

1) Appendix 1 に示されたデータに基づき計算。林冠の Medium (地表と林冠上層の中間付近) と High (上層) の2つの位置でのサンプルのデータを合わせて林冠生息種、残りの Shade (林床付近) のデータを林床生息種とした。

2) Appendix 1 に示されたデータに基づき計算。地表 (0 m) 付近から林冠最上層 (50 m) に向かって 10 m 間隔に設置されたトラップで得られた蝶のサンプルのうち、20 m 以下の3つの高さのトラップから得られたものを林床でのサンプル、30 m 以上の3つの高さのトラップから得られたものを林冠でのサンプルとした。

3) 定量的に採集された種数の合計値は林床の方が高かったが、林床よりも林冠において β 多様性が高く、累積採集個体数の増加に伴う種数の増加率が高いために、希薄化曲線分析 (Rarefaction curve analysis) による推定種数は林冠の方が高くなった。

4) 林床 (地上 1 m) と林冠の2つの位置 (地上 15 m と 30 m) の3層のいずれか2層以上に現れる種を共通種とした。

5) J_{Chao} = Chao's quantitative Jaccard index (Chao et al., 2005)

6) 2つのトラップは、Malaise Trap と Flight Interception Trap (FIT)。

7) 1~2個体しか得られていない種を除くとほぼ差がなくなるが、希薄化曲線による推定ではわずかに林冠の方が種数が多くなる。

8) リター採取・餌トラップ・落下トラップ・手採り・燻煙法が組み合わされている。

9) 林冠上層、林床付近の樹上、地表付近の3層に分けて種構成などを比較。この数値は3層すべてで確認された種類の割合。3層のうち1層だけで確認された種類はそれぞれ全体の種数の20-26%を占め、2層だけで確認された種類は5.5%以下にとどまる。

10) 林床 (F) と林冠 (C) の間での値の比較の結果を示す。"ns" は有意差がないこと、"na" は比較がなされていないことをそれぞれ示す。

熱帯雨林では林冠生息性節足動物が多いのか

林冠が形成されるのは熱帯雨林だけではない。当然のことながら、サバンナから温帯にかけての地域に形成される森林にも林冠は見られる。しかし、それらの森林の林冠には、熱帯雨林の林冠に見られるような、多様性が極度に高くなる節足動物群集は形成されていないようである。Floren et al. (2014) は、何種類もの採集方法を駆使して得たアリのサンプルをもとに、ヨーロッパにある温帯林と熱帯雨林の間で、林冠（樹上）生息性種と地表生息性（非樹上生息性）種の種数の違いを対比させている。その結果は、熱帯雨林の林冠には地表付近には見られない種類が多数生息しているのに対し、温帯林の林冠には固有な種が少なく森林全体の種数のごく一部を占めるだけであることを示した。

熱帯地域には、緯度が高くなるにつれ、雨量の減る季節のある熱帯季節林や明瞭な乾季が存在するサバンナ気候帯などが現れるようになる (Whitmore 1998)。その地域の乾燥度が強いほど、林冠のみに生息する節足動物の多様性は減り、林床と林冠の間の節足動物の種類構成の違いが小さくなる傾向があるようだ。新熱帯の湿潤度の異なる2地点において、同様の調査法によってチョウの多様性を林冠と林床で比較した研究では、より湿潤度の高い森林ではもう一方の森林に比べて、より多くの林冠生息性種が確認されるとともに、林床生息性種に対する相対値も高くなっていった (DeVries et al. 2012)。表1に示した Stork and Grimbacher (2006) などの事例を含め、温帯林や乾燥林 (dry forest) では、林冠のみで観察される種数も、観測された全種数に対するその相対値も、熱帯雨林のものに比べてかなり低くなる傾向がある (たとえば、Basset et al. 2001 ; Charles and Basset 2005 ; Sanborn et al. 2011 ; Roque et al. 2013 ; Maguire et al. 2014 など)。興味深いことに、熱帯雨林地帯においても、人為的攪乱の影響で林冠が貧弱になってしまった二次林においては、林冠固有のチョウやアリが顕著に少なくなっているということが示された (Fermon et al. 2005 ; Klimes et al. 2012)。

なぜ熱帯雨林の林冠で節足動物の多種が共存できるのか

以上のような研究の成果から、熱帯雨林に見られる極度に発達した林冠が節足動物のきわめて高い多様性の維持に大きく貢献していることは明らかである。では、林

冠に備わる、どのようなしくみが林床では見られない種が多数共存することを可能にしているのだろうか。

おそらく、熱帯雨林では、地表近くの空間に比べて、林冠が占める空間の体積が著しく大きいということだけでも、そこに生息している節足動物の種は多くなるであろう。しかし、前述の通り、ただ単に均一な環境が上に広がっているわけではなく、環境条件が多様に異なる微少な空間が地表から林冠上層にかけて混在していることが、多様な節足動物が共存する上で重要な意味をもっているのだろう。特定の微少空間に適応した節足動物が我々がこれまで考える以上に存在しており、それが他の陸上生態系とは比べられないほど多様性の高い、節足動物群集を創出・維持することに貢献していると推測される。実際に、林冠に繁茂するつる植物や着生植物が形成する独特の微小環境に適応した特異な節足動物が何種類も生息する (Ellwood et al. 2002 ; Ellwood and Foster 2004 ; Karasawa and Hijii 2006) ことや、林冠上層に集中する花や果実、新葉の展開部位を採餌場所として専ら利用する特定の昆虫分類群が多数存在すること (Basset et al. 2001 ; Wilkie et al. 2010 ; Wardhaugh et al. 2012 ; Neves et al. 2014) が実証的に示されている。熱帯雨林では、高木樹種とつる植物の葉・梢・花・果実などの大部分が林冠に存在しているほか、着生植物個体の大部分は個体全体が林冠に存在している。一方、多くの植食性昆虫は、餌となる資源の種類 (植物種・個体内の特定の部位) に対して高い特異性を示すことが知られている (Becerra 2015)。これらのことを併せて考慮すると、多種多様な植物資源が存在する熱帯雨林の林冠は、そこに生息する昆虫種の約4分の1を占めると推定されている植食性昆虫種 (Stork 1987) の生存を支える重要な空間になっていることが強く推定される。また、熱帯雨林では、植生全体において量的に大きな割合を占める高木樹種の葉・梢・花・果実などの器官が地表から遠く離れて存在するとともに、分厚い林冠が林床への光を強く遮断しているため、林冠と林床の間の環境条件の断続性が高まっていることも、多種共存を強く促す要因の一つかも知れない (Charles and Basset 2005)。Klimes et al. (2012) は、二次林と原生林との間で林冠生息性アリ類の種多様性を比較し、二次林で種数が少ないのは、樹種の減少よりも、林冠の物理的な構造が単純になったことの影響の方が強いことを示唆している。

熱帯雨林の林冠の節足動物群集の構造を決定する要因

以上のような研究の流れを受けて、最近では、どのような要因が熱帯雨林の林冠に生息する節足動物のなかの特定の分類群や機能群に区分される個々の種の資源利用や行動・生活史特性に影響を与えているのか、さらにそれらの影響を通して、群集構造・ギルド構造にどのような影響を及ぼしているのかを明らかにしようとする研究が見られるようになってきた。このような研究では、林冠を一つあるいは2, 3の層に分けて考えるのではなく、節足動物の生存・成長・繁殖過程に影響を与える、温湿度、日照条件、物理的な構造・基質の特性などの環境要因についての勾配や、餌・競争者・捕食者などの生物の空間分布に対して、個々の節足動物種がどのように適応し、どのように生息空間を選択しているのかを解明することに重点をおく (Basset et al. 2001; Wilkie et al. 2010; Wardhaugh et al. 2012; Neves et al. 2014)。具体的には、節足動物が根幹をなすギルド・群集の種構成や餌・空間資源の利用様式を、林冠に内在する微少な空間サイズでの環境異質性と関連させて分析することが多い。

このような試みは、群集理論の発展、あるいは多種共存機構の解明に向けて、野外で実証研究にあたる多くの研究者が当然目指すべき方向の一つであることは間違いないのだが、実際には、そのような研究の方向に沿って、熱帯雨林の林冠の節足動物群集を実証的に研究した例はまだほとんどない。おそらく、冒頭で述べたように、林冠の高さそのものが研究者の接近を妨げ、研究の進展を阻んでいるのだろう。それに加え、昆虫類をはじめとする節足動物が熱帯雨林ではあまりに多様であるために、群集を構成する個々の種を判別・同定する段階で多大な労力を要することが研究の進展の妨げになっている (Lawton et al. 1998) と考えられる。

そのような困難の中で、まず、ある程度扱いやすい規模の分類群や機能群 (あるいはギルド) に対象を絞り、それらの全体構造の特性や、それらの構成種のそれぞれの空間利用や餌利用と、林冠の細かな微小環境の異質性との間の関係を丹念に実証的に明らかにしようとする試みがいくつかなされてきた。以下に述べるように、それらの主なものは、熱帯雨林の林冠の中で特異な位置を占めているアリ類になされたものである。なぜアリ類が特異な位置を占めているのかを述べつつ、我々の研究プロジェクトの成果を含めて、それらの研究を以下に紹介する。

アリ類が席卷する熱帯雨林の林冠

Stork (1987) は、ボルネオの熱帯雨林において噴霧法 (fogging) を用いることにより、林冠に生息するすべての節足動物を対象とした採集を行い、同様の方法で得られた温帯林の林冠に生息する節足動物のデータ (Moran and Southwood 1982) を合わせて、熱帯雨林と温帯林の間で節足動物が構成するギルド構造を比較した。その結果、熱帯雨林の林冠では、温帯の林冠に比べて、全個体数に占める植食者の比率が著しく低く、代わりにアリ類の比率が著しく高くなっていた。熱帯雨林の林冠と他の森林の林冠との間で節足動物のギルド構造がもっとも異なっている点の一つが、アリ類の存在量なのである。

植食者としてのアリ類

大部分のアリ類は、重要な捕食者である (Floren et al. 2002; Tanaka and Itioka 2012) と同時に、分解者や生態系エンジニアとしての役割を果たしている (Hölldobler and Wilson 1990; Folgarait 1998; Boulton and Amberman 2006; 市岡 2009; Sanders and van Veen 2011)。しかし、Stork (1987) が示した熱帯雨林の林冠のギルド構造をみると、植食者の存在量はアリの餌として必要と思われる量を大幅に下回るものになる。Davidson (1997) は、熱帯雨林の林冠に生息するアリ類では、植物が分泌する花外蜜や、吸汁性の植食者である半翅目昆虫が排出する甘露を餌として利用しているものが多いために、植食者の量が少なくても安定して存在できるのではないかと予測した。

この予測を確かめるべく、林冠のアリ類の餌を安定同位体分析によって推定すると、植物由来あるいは甘露に依存していることを示す結果が得られ、林冠に生息するアリ種の多くの栄養段階は植食者に近いという、予測を支持する結果が得られた (Davidson et al. 2003; Blüthgen et al. 2003; Hyodo et al. 2011)。また、林冠のアリ類の分布は、樹木や着生植物の花外蜜や、甘露を分泌する半翅目昆虫の分布や種類構成などによって大きく左右されることが林冠での詳細な観察や操作実験によって示されている (Blüthgen and Fiedler 2004; Blüthgen et al. 2000, 2004a, 2004b)。さらに、林冠で採集されたアリ類では花外蜜や甘露の餌利用を頻繁に行う傾向の強いアリ種が優占していることが示された (Wilkie et al. 2010)。熱帯雨林の林冠に棲むアリは草食傾向が強いのである。

熱帯雨林の林冠におけるアリ類の空間利用様式

採餌特性に加えて、アリ類が林冠のどのような部位をどのように利用しているかについての詳細を明らかにしようとする研究が近年なされてきた。

Hashimoto et al. (2006) は、林冠と林床（地表や地表付近の樹上を含む）の間の種数・個体数・種類構成などの比較を主眼においたそれまでの研究と異なり、林床と林冠上層をつなぐ樹幹部も調査対象とし、地表から樹冠の先端に至るまでの連続した空間においてアリ種の分布を丹念に調査した。その結果、林冠・樹冠のどの部位を生息・営巣場所として選択するかはアリの種によって大きく異なっており、亜科レベルの分類群である程度の傾向を示すことが明らかになった。さらに Hashimoto et al. (2010) は、アリの採餌活動の日周変化に焦点をあて、採餌場所に関する空間の分割様式が昼間と夜間で変化し、各構成種は日周性に関する独自の採餌場所選択を行っていることを明らかにした。

我々のプロジェクトでは、ランビルヒルズ国立公園において、クレーンなどの林冠観測システムやロープワークを駆使し、林冠の最上層に達する突出木の地表から樹冠上部の枝の先端に至るまでの空間を、アリ類がどのように分割して営巣場所や採餌場所に利用しているのかを詳細に明らかにし、ごく一部の種を除いて地表・地中生息性の種は突出木の樹上では活動しないこと、林冠表層に営巣するアリは他の部位に営巣するアリよりも種多様性が高く、コロニーサイズ・採餌範囲が小さいこと、大きな樹洞や着生植物が涵養する土壤などに営巣するアリは大きなコロニーサイズをもって樹冠の大きな部分を専有すること、日周活動性が顕著に異なっている種間で空間の共有が進んでいることなどを示した (Tanaka et al. 2010)。また、樹上においては、巣場所として利用できる空間の密度や大きさが、アリの群集構造に大きな影響をもっていることを示した。

林冠生息性アリ種間の厳しい競争

熱帯雨林の林冠では、アリの存在量の多さから、アリ種間の競争が常に強くはたらいっていることが予想される。上述の Blüthgen et al. (2004b) は、餌としての蜜源（花外蜜や甘露分泌性半翅目昆虫）の分布が、林冠生息性のアリ群集の空間利用に強い影響を与えていることを示した。餌や採餌場所を巡る競争が林冠ではたらいっていることは、Yanoviak and Kaspari (2000)、Wilkie et al. (2010)、Klimes

et al. (2012) によっても示唆されている。一方で、営巣場所をめぐる種間競争がはたらいっていることが Tanaka et al. (2010) によって示唆されている。他のアリからの攻撃を避けるために閉鎖的な空間を巣場所として利用し、その巣場所の周囲を採餌場所としてしばしば占有するアリ類では、餌・採餌場所・営巣場所のいずれもが重要な資源であり、それらを巡る競争が起こりやすいと推測される。

樹冠の広い範囲を採餌場所として占有するアリの1種が営巣している樹木個体と営巣していない同種の樹木個体の間では、それらの樹木個体に生息するアリの種類相が大きく異なっており (Tanaka and Itioka 2012)、その結果も、林冠におけるアリ種間の激しい競争を間接的に示唆している。

生態系エンジニアとしての林冠アリ

上述の通り、アリは植物の構造や土壤の状態を改変する力、すなわち生態系エンジニアとしての機能をもっており (Folgarait 1998)、熱帯においても、これまで、アリ植物の共生アリによる寄主植物の樹形の整形 (Palmer et al. 2002) や周辺の植物競争者の除去 (Davidson et al. 1988; Frederickson et al. 2005)、地中に大きな空間をつくりそこに営巣するハキリアリによる土壤改変効果 (Moutinho et al. 2003; Verchot et al. 2003) などが知られている。Tanaka and Itioka (2011) は、着生シダの内部に共生するアリが、そのシダが着生している大木からつる植物を除去することを発見した。樹冠につる植物が絡まることにより、その樹木個体の光合成活動が阻害される、幹・枝付近の立体構造がより複雑になる、さらに林冠の土壤形成が促されるなどして、他の節足動物の餌・空間利用が影響を受けることは十分に考えられる。このアリはそのような過程を排除することで、間接的ではあるが林冠の生物群集全体に広範な影響を及ぼしていると考えられる。

林冠アリの植食者抑制効果

熱帯雨林の林冠における捕食者としてのアリの効果も、筆者らの操作実験によって確かめられた。樹冠の広い範囲を占有し、雑食性の強いアリ種を一部の枝から除去する実験をおこなったところ、アリが除去された枝では葉への食害率が著しく上昇した (Tanaka et al. 2009)。また、Loiselle and Farji-Brener (2002) は、林床と林冠の樹上に、代表的な植食者である鱗翅目の幼虫に擬した人工モデル

を設置して、それに対する捕食者による攻撃数を測定し、林冠では林床よりも攻撃数が多く、その大部分はアリによるものであることを明らかにした。これらの結果は、熱帯雨林の林冠に生息するアリは、植食者の密度が低く、捕食の現場を観察することは難しいが、強力な捕食者として植食者の密度を抑制し、樹木の生存・成長過程に利益をもたらしていることを示唆している。他にも熱帯雨林でアリによる捕食効果を定量化しようとした研究はいくつかあるが、アリが林冠においてどの程度の植食者制御効果をもっているのかをより詳細に解明するためには、さまざまな地域、さまざまな樹種、そして林冠のさまざまな位置で調査検証を行う必要がある。

アリ以外の節足動物に関する研究

Wardhaugh et al. (2012) は、林冠を展開中の葉、成熟した葉、花、果実と枝などの枯死部の5つの空間に分類し、クレーンを使ってそれらの空間に接近して、そこに生息するコウチュウ類を叩き網や手採りで採集した。その結果、コウチュウ各種は、それぞれにとっての餌資源の多いところに分布を集中させており、特に植食性コウチュウは展開中の葉や花の多い部位に分布が集中していた。一方、枯死部と成熟葉のある部分ではそれらの密度が有意に低くなっていることが明らかになった。それらの種数や個体数の林冠内の空間分布は、成熟葉を主な調査対象としていた研究や、林冠内の細かなスケールの空間異質性を無視してしまう噴霧法によるサンプルに基づいた研究からは検出できないものである。

その他、アリ類以外では、キリギリス類(亜目) (Diwakar and Balakrishnan 2008) やセミ科 (Sanborn et al. 2011) の、熱帯林を含めた森林の林冠における鳴き場所空間が詳細に調べられており、林冠の垂直構造に対して、多くの構成種が特定の高さを鳴き場所として好んでいることが示された。セミ科では、種類によって選好する日照・温度条件に違いがあることが、林冠内の鳴き場所の違いをもたらしていることが示唆されている。

今後の展望

林冠における節足動物を中心とした種間相互作用網の構造の解明は、近年急速に進んできた。その理由の一つに、世界の熱帯地域の各地において、本特集の冒頭論文(乾・市岡)でも紹介したような林冠観測システムが各地に建設され (Lawman et al. 2012)、林冠への接近が容易になっ

たことが上げられる。また、他の分析技術の進歩も林冠の節足動物の相互作用網解明をよりいっそう促していくと考えられる。場合によっては直接観察に因らずとも餌種や栄養段階を推定することを可能にする安定同位体分析 (Hyodo 2015) や、これまでは同定が難しいとされてきた分類群のDNAバーコーディングを用いた種判別技術、さらに消化物の内容物のDNAをDNAバーコーディングによる種判別に応用することでその餌種を特定する技術 (Kishimoto-Yamada et al. 2013) などである。これらの技術を、林冠観測システムなどを存分に利用した林冠での詳細な観察や計画的なサンプリング、操作実験と組み合わせることで、今後は、熱帯雨林の林冠に展開する節足動物群集に対しても、より詳細な構造の解析や動態の解明が進展していくと期待される。幅広い分野の研究者が、クレーンなどの大規模施設を使って、林冠の節足動物の多様性をより詳細に明らかにしようとする試みが、パナマによってすでに進行している (Basset et al. 2012) が、東南アジア熱帯でも同様の試みを行い、群集間の比較を行うことで、中南米熱帯には見られない東南アジア熱帯固有の、季節性に乏しい気象条件 (Kishimoto-Yamada and Itioka 2015) や主要樹木に見られる群集レベルの一斉開花現象 (Ashton 1988; Sakai et al. 2006) が節足動物の多様性や群集動態に与える影響を解析することが可能になる。そのような群集間比較を意識しつつ、ランビルヒルズ国立公園にける節足動物の群集に関する研究を進めたいと考えている。

引用文献

- Aduse-Poku K, William O, Oppong SK, Larsen T, Ofori-Boateng C, Molleman F (2012) Spatial and temporal variation in butterfly biodiversity in a West African forest: lessons for establishing efficient rapid monitoring programmes. *African Journal of Ecology*, 50:326-334
- Ashton PS (1988) Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *The American Naturalist*, 132:44-66
- Ashton PS, Hall P (1992) Comparisons of structure among mixed dipterocarp forests of north-western Borneo. *Journal of Ecology*, 80:459-481
- Basset Y, Aberlenc HP, Barrios H, Curletti G, Berenger JM, Vesco JP, Causse P, Haug A, Hennion AS, Lesobre L, Marques F, O'Meara R (2001) Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72:585-607
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F,

- Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc H-P, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Duarte da Rocha W, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Gama de Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338:1481-1484
- Becerra JX (2015) On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112:6098-6103
- Blüthgen N, Fiedler K (2004) Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. *Journal of Animal Ecology*, 73:155-166
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125:229-240
- Blüthgen N, Gebauer G, Fiedler K (2003) Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia*, 137:426-435
- Blüthgen N, Gottsberger G, Fiedler K (2004a) Sugar and amino acid composition of ant-attended nectar and honeydew sources from an Australian rainforest. *Austral Ecology*, 29:418-429
- Blüthgen N, Stork NE, Fiedler K (2004b) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos*, 106:344-358
- Boulton AM, Amberman KD (2006) How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. *Biodiversity and Conservation*, 15:69-82
- Brehm G (2007) Contrasting patterns of vertical stratification in two moth families in a Costa Rican lowland rain forests. *Basic and Applied Ecology*, 8:44-54
- Brühl CA, Gunsalam G, Linsenmair KE (1998). Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 14:285-297
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK, Shen TJ (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8:148-159
- Charles E, Basset Y (2005) Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 21:329-336
- Davidson DW (1997) The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61:153-181
- Davidson DW, Longino JT, Snelling RR (1988) Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology*, 69:801-808
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, 300:969-972
- DeVries PJ, Murray D, Lande R (1997) Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of Linnean Society*, 62:343-364
- DeVries PJ, Alexander LG, Chacon IA, Fordyce JA (2012) Similarity and difference among rainforest fruit-feeding butterfly communities in Central and South America. *Journal of Animal Ecology*, 81:472-482
- Dial RJ, Ellwood MDF, Turner EC, Foster WA (2006) Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. *Biotropica*, 38:643-652
- Diwakar S, Balakrishnan R (2008) Vertical stratification in an acoustically communicating ensiferan assemblage of a tropical evergreen forest in southern India. *Journal of Tropical Ecology*, 23:479-486
- Ellwood MDA, Jones DT, Foster WA (2002) Canopy ferns in lowland dipterocarp forest support a prolific abundance of ants, termites, and other invertebrates. *Biotropica*, 34:575-583
- Ellwood MDA, Foster WA (2004) Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature*, 429:549-551
- Erwin TL (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other species. *Coleopterist's Bulletin*, 36:74-75
- Fermon H, Waltert M, Vane-Wright RI, Muhlenberg M (2005) Forest use and vertical stratification in fruit-feeding butterflies of Sulawesi, Indonesia: impacts for conservation. *Biodiversity and Conservation*, 14:333-350
- Floren A, Biun A, Linsenmair KE (2002) Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*, 131:137-144
- Floren A, Wetzel W, Staab M (2014) The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in temperate and tropical ecosystems. *Myrmecological News*, 19:65-74
- Folgarait PJ (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7:1221-1244
- Frederickson ME, Greene MJ, Gordon DM (2005) 'Devil's gardens' bedevilled by ants. *Nature*, 437:495-496
- Hashimoto Y, Morimoto Y, Widodo ES, Mohamed M (2006) Vertical distribution pattern of ants in a bornean tropical rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 47:697-710
- Hashimoto Y, Morimoto Y, Widodo ES, Mohamed M, Fellowes JR (2010) Vertical habitat use and foraging activities of arboreal and ground ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Bornean tropical rainforest. *Sociobiology*, 56:435-448
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, USA
- Hill JK, Hamer KC, Tangah J, Dawood M (2001) Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia*, 128:294-

- 302
- Hyodo F (2015) Use of stable carbon and nitrogen isotopes in insect trophic ecology. *Entomological Science*, 18:295-312
- Hyodo F, Takematsu Y, Matsumoto T, Inui Y, Itioka T (2011) Feeding habits of Hymenoptera and Isoptera in a tropical rain forest as revealed by nitrogen and carbon isotope ratios. *Insectes Sociaux*, 58:417-426
- 井上 民二 (1994) 熱帯の小宇宙 サラワクの森から1 [未知の生態系] 手にとって「林冠」を観察する. *科学朝日*, 54(1):68-69
- Intachat J, Holloway JD (2000) Is there stratification in diversity or preferred flight height of geometroid moths in Malaysian lowland tropical forest? *Biodiversity and Conservation*, 9:1417-1439
- 市岡 孝朗 (2009) 生物群集のキーストン: アリの役割. (大串 隆之, 近藤 倫生, 難波 利幸 編) シリーズ群集生態学 3 生物間ネットワークを紐とく, 123-149. 京都大学学術出版会, 京都
- Karasawa S, Hiji N (2006) Does the existence of bird's nest ferns enhance the diversity of oribatid (Acari : Oribatida) communities in a subtropical forest? *Biodiversity and Conservation*, 15:4533-4553
- Kishimoto-Yamada K, Itioka T (2015) How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*, 18:407-419
- Kishimoto-Yamada K, Kamiya K, Meleng P, Diway B, Kalias H, Chong L, Itioka T, Sakai S, Ito M (2013) Wide host ranges of herbivorous beetles?: insights from DNA barcoding. *PLoS One*, 8:e74426
- Klimes P, Idigel C, Rimandai M, Fayle TM, Janda M, Weiblen GD, Novotny V (2012) Why are there more arboreal ant species in primary than in secondary tropical forests? *Journal of Animal Ecology*, 81:1103-1112
- Kumagai T, Kuraji K, Noguchi H, Tanaka Y, Tanaka K, Suzuki M (2001) Vertical profiles of environmental factors within tropical rainforest, Lambir Hills National Park, Sarawak, Malaysia. *Journal of Forest Research*, 6:257-264
- Lawman MD, Schowalter TD, Franklin JF (2012) *Methods in Forest Canopy Research*. University of California Press, Berkeley, USA
- Lawton JH, Bignell DE, Bolton B, Bloemers GF, Eggleton P, Hammond PM, Hodda M, Holt RD, Larsen TB, Mawdsley NA, Stork NE, Srivastava DS, Watt AD (1998) Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in tropical forest. *Nature*, 391:72-76
- Longino JT, Coddington J, Colwell RK (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83:689-702
- Loiselle BA, Farji-Brener AG (2002) What's up? an experimental comparison of predation levels between canopy and understory in a tropical wet forest. *Biotropica*, 34:327-330
- Maguire DY, Robert K, Brochu K, Larrivé M, Buddle CM, Wheeler TA (2014) Vertical stratification of beetles (Coleoptera) and flies (Diptera) in temperate forest canopies. *Environmental Entomology*, 43:9-17
- Moran VC, Southwood TRE (1982) The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology*, 51:289-306
- Moutinho P, Nepstad DC, Davidson EA (2003) Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*, 84:1265-1276
- Neves FS, Silva JO, Espirito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica*, 46:14-24
- Novotný V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416:841-844
- Ødegaard F (2000) How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71:583-597
- Palmer TM, Young TP, Stanton ML (2002) Burning bridges: priority effects and the persistence of a competitively subordinate acacia-ant in Laikipia, Kenya. *Oecologia*, 133:372-379
- Paniagua MR, Medianero E, Lewis OT (2009) Structure and vertical stratification of plant galler- parasitoid food webs in two tropical forests. *Ecological Entomology*, 34:310-320
- Richards PW (1996) *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Roisin Y, Dejean A, Corbara B, Orivel J, Samaniego M, Leponce M (2006) Vertical stratification of the termite assemblage in a neotropical rainforest. *Oecologia*, 149:301-311
- Roque F, da Mata RA, Tidon R (2013) Temporal and vertical drosophilid (Insecta, Diptera) assemblage fluctuations in a neotropical gallery forest. *Biodiversity and Conservation*, 22:657-672
- Sanborn AF, Heath JE, Phillips PK, Heath MS, Noriega FG (2011) Thermal adaptation and diversity in tropical ecosystems: evidence from cicadas (Hemiptera, Cicadidae). *PLoS ONE*, 6:e29368
- Sanders D, van Veen FJF (2011) Ecosystem engineering and predation: the multi-trophic impact of two ant species. *Journal of Animal Ecology*, 80:569-576
- Sakai S, Harrison R, Momose K, Kuraji K, Nagamasu H, Yasunari T, Chong L, Nakashizuka T (2006) Irregular droughts trigger mass flowering in aseasonal tropical forests in Asia. *American Journal of Botany*, 93:1134-1139
- Schulze CH, Linsenmair KE, Fiedler K (2001) Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology*, 153:133-152
- Stork NE (1987) Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology*, 12:69-80
- Stork NE (1993) How many species are there? *Biodiversity and Conservation*, 2:215-232

- Stork NE (1997) Canopy arthropod studies for the future. In: Stork NE, Adis J, Didham RK (eds), *Canopy Arthropods*, 551-561. Chapman & Hall, London
- Stork NE, Grimbacher PS (2006) Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B*, 273:1969-1975
- Tanaka HO, Itioka T (2011) Ants inhabiting myrmecophytic ferns regulate the distribution of lianas on emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Biology Letters*, 7:706-709
- Tanaka HO, Itioka T (2012) Effects of a fern-dwelling ant species, *Crematogaster difformis*, on the ant assemblages of emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Annals of the Entomological Society of America*, 105:592-598
- Tanaka HO, Inui Y, Itioka T (2009) Anti-herbivore effects of an ant species, *Crematogaster difformis*, inhabiting myrmecophytic epiphytes in the canopy of a tropical lowland rainforest in Borneo. *Ecological Research*, 24:1393-1397
- Tanaka HO, Yamane S, Itioka T (2010) Within-tree distribution of nest sites and foraging areas of ants on canopy trees in a tropical rainforest in Borneo. *Population Ecology*, 52:147-157
- Verchot LV, Moutinho PR, Davidson DA (2003) Leaf-cutting ant (*Atta sexdens*) and nutrient cycling: deep soil inorganic nitrogen stocks, mineralization, and nitrification in Eastern Amazonia. *Soil Biology & Biochemistry*, 35:1219-1222
- Wallace AR (1869) *The Malay Archipelago: The Land of the Orang-utan, and the Bird of Paradise. A Narrative of Travel, with Studies of Man and Nature*. Macmillan, London
- Wardhaugh CW, Stork NE, Edwards W (2012) Feeding guild structure of beetles on Australian tropical rainforest trees reflects microhabitat resource availability. *Journal of Animal Ecology*, 81:1086-1094
- Whitmore TC (1998) *An Introduction to Tropical Rain Forests*. 2nd edn. Oxford University Press, Oxford
- Wilkie KTR, Mertl AL, Traniello JFA (2010) Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PLoS ONE*, 5:e13146
- Wilson EO (1992) *The Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge, USA
- Yanoviak SP, Kaspari M (2000) Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, 89:259-266