

平成 30 年 9 月 7 日現在

機関番号：12601

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2017

課題番号：26550087

研究課題名(和文)食物網構造を組み入れた全球的な群集の多様性創出機構の解明

研究課題名(英文) Study on mechanisms generating community diversity at the globe level with special reference to food web structure

研究代表者

鎌田 直人 (KAMATA, NAOTO)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・教授

研究者番号：90303255

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：植食性昆虫の種分化は寄主植物の共進化が密接に関係しているため、昆虫のローカル群集は寄主である植物の群集構造にも密接に関係している。日本とチェコの3箇所の冷温帯夏緑林のデータを解析した。植物-植食者の量的食物網構造に対する寄主植物の影響を定量化する解析を行い、これを3つの異なる昆虫ギルドで比較した。自由摂食者は3つの場所すべてで広い食性を示したが、ゴール形成性者・潜葉者はほぼ単食性であった。ジェネラリストの場合、より植物系統発生の深い段階での影響が顕著であったのに対して、系統樹の末端の影響は弱かった。対照的にスペシャリストの場合、おもに植物系統樹の末端における影響を強く受けていた。

研究成果の概要(英文)：We aim to quantify the effects of host phylogeny on the structure of quantitative plant herbivore food webs. We studied herbivore assemblages in three temperate forests in Japan and the Czech Republic. Leaf chewer generality has been maintained by feeding on confamilial hosts while only a few herbivores were shared between more distant plant lineages and, surprisingly, between some congeneric hosts. In contrast, miner and galler generality was maintained mainly by the terminal nodes of the host phylogeny and dropped immediately after collating congeneric hosts into single lineages. In the case of generalist guilds, it is the phylogeny of deeper plant lineages that drives the food web structure whereas the terminal relationships play minor roles. In contrast, the specialization and abundance of monophagous guilds are affected mainly by the terminal parts of the plant phylogeny and do not generally reflect deeper host phylogeny.

研究分野：昆虫生態学

キーワード：多様性 ゴール形成昆虫 系統樹 植食者 自由摂食性昆虫 潜葉性昆虫 スペシャリスト ジェネラリスト

1. 研究開始当初の背景

これまでの多様性研究は、「生物多様性」を静的なものとしてとらえ、多様性を「種数」あるいは、種数と個体数による「多様度」として、表現して比較するというものであった。本科研の協力研究者である Novotny は、多様性を植食者と植物の相互作用によって生じる相互作用系として捉え、「(ii) 寄主植物あたりの植食者・寄生者種数」および「(iii) 植食者の寄主選択性」を調べることで、動的な相互作用システムの中で、多様性の創出過程を理解するためのアプローチを構築している (Novotny et al. 2006)。これは、下位の栄養段階の群集構造と系統関係が上位の栄養段階の群集構造に与える影響を解析するもので、中立理論とニッチ理論の融合的アプローチである。これらのアプローチから見いだされたのは、極めて複雑な植食性昆虫群集の創出機構を理解するには、できるだけ群集構造に影響する要因を少なくし、目的とする要因の効果を顕在化させることの重要性である。

2. 研究の目的

昆虫は系統的に近い寄主植物を摂食する傾向がある。したがって、植物群集の系統組成は、昆虫の食性の特殊化、食物網の構造および多様性を決定するうえで重要な役割を果たす。植食性昆虫には同属や同科の寄主植物を摂食する傾向が認められる。

生物の群集集合の決定要因を明らかにすることは、生態学の重要なテーマである。植物と植食性昆虫(植食者)の相互作用系における植食者の集合は、主に特定の系統(科・属レベル)の植物と、それに適応したスペシャリストな植食者の関係を対象に研究されてきた。一方、広範な系統の植物を利用するジェネラリストの方が、個体数が多くなりやすく、森林の樹木への食害の影響が大きいと予想する仮説もある。しかしジェネラリストにも着目し、広範な系統の植物を対象とした植食者の反応を調べた研究は少ない。また植食者の集合を説明する要因としては、植物の系統を調べた研究は多いが、植物の形質を考慮した研究はほとんどない。本研究では、複数の科の植物群集を利用する植食者の集合を説明する要因として、植物の形質が有効かどうかを明らかにすることを目的とした。加えて、その効果がスペシャリストとジェネラリストそれぞれの集合で異なるかを調べた。また従来のジェネラリストの定義では、植食者が利用する植物の科数にのみ着目され、寄主植物の系統は考慮されていなかった。そこで、ジェネラリストの寄主利用の系統制約性を考慮に入れたうえで、ジェネラリストの集合をより詳細に調べることがも目的とした。

植物 - 植食者の定量的食物網の構造に対する機種植物の系統関係の影響を定量化することを目指している。さらに、異なる生活史を持つ3種の昆虫ギルド(自由摂食性昆

虫・潜葉性昆虫・ゴール形成昆虫)についてのそれぞれ固有のパターンを特定し、これらの多様性を維持するうえで、寄主植物の系統発生関係が果たす役割を明らかにする。

3. 研究の方法

日本とチェコの3つの温帯林で植食性昆虫群集を調査した。0.1haの区画内で、キャノピークレーン、高所作業車、および伐採された樹木から昆虫を採取して、自由摂食性昆虫、潜葉性昆虫、およびゴール形成昆虫の3つのギルドの昆虫を採集し、室内飼育を行い、種を同定した。

対象樹木から葉を無作為に採集し、樹木個体それぞれの SLA, CN 比, トリコーム密度, 硬さを測定し、樹種ごとの平均値を解析に用いた。縮合タンニン濃度, 総フェノール濃度は、既存のデータを使用した。rbcL, matK, trnL-trnF, ITS の4領域のシーケンスを行い、樹種の系統樹を作成した。樹種間の葉の形質の類似度 (Bray-Curtis 指数) を求め、樹種間の系統距離との相関関係をマンテルテストにより検定した。Abouheif の C_{mean} 指数により、個別の形質の系統シグナルを調べた。樹種間の形質の類似性を視覚化するため、全ての形質で主成分分析を行った。

従来の定義に従い、複数の科の植物を利用するジェネラリストと、一つの科の植物のみを利用するスペシャリストに植食者を区分した。それぞれの群集と植食者全体の群集の類似度 (Bray-Curtis 指数) を樹種間で求めた。これらと、樹種間の系統距離, 形質の類似度に相関があるかを、マンテルテストで検定した。また、冗長性解析 (RDA) により植食者の各集合に対する個別の形質及び植物の系統の効果調べた。各ジェネラリスト種を、D 指数により寄主利用が系統的に保守的なものと分散的なものに分類し、それぞれの集合に対しても RDA を行った。その結果から、植物 - 植食者の量的な食物網を作成した。観察された食物網と、無作為化された寄主選択モデルから創出される食物網と比較することによって、機種植物の系統関係が食物網に及ぼす影響を解析した。

4. 研究成果

NMDS の結果、葉食性昆虫群集に対する植物の系統的な影響を示唆していた。一方で、ジェネラリスト率や鱗翅目種数には系統制約性がなかった。この結果は、植物の種分化に伴ってそれぞれの植物群で独立に葉食性昆虫の適応・種分化が進行したことを示す。ハマキガ科2属では属内のニッチ分化の程度が異なっていた。ニッチの分化が進んでいた属では寄主植物間でサイズの有意な差がなかった。属内でニッチ分化の程度の低い属では寄主植物間でサイズに有意な差があった。食性幅が広いジェネラリストである同属のカシワマイマイとマイマイガは、本研究でも寄主数種が重複し、食樹のニッチ分化は見られ

なかった。また、樹種間でのサイズの差に同様の傾向が認められた。これらの結果から、ニッチ分化が進んだグループでは寄主植物に対しより適応的で、寄主植物間の性質の変動を受けにくく、安定したパフォーマンスを得るように進化しているものと考えられた。また、ハイナミスジキヒメハマキは選好性が高いアサダで生育した個体（全個体の約95%）はサワシバで生育した個体に比べ大きく、選好性パフォーマンス関係が強いことを示していた。このような強い選好性パフォーマンス関係は、適応度が高くなる樹種を選択する結果、適応的な寄主へのニッチ分化を引き起こすメカニズムの一つとして働くものと考えられた。

樹種間の形質の類似度は、系統距離との有意な相関がなかった。タンニンのみ有意な系統シグナルを示した。主成分分析の結果を図1に表す。

RDAの結果、植食者集合全体及びジェネラリストの集合では、植物の系統とタンニンが有意な説明力を示した。スペシャリストの集合では植物の系統が有意な効果を示したが、形質の効果は認められなかった。ジェネラリスト群集の樹種間の類似度は、植物の形質の類似度と有意な相関を示したが、スペシャリスト群集では相関が認められなかった。ジェネラリストをさらに二分してRDAを行うと、寄主利用が保守的なジェネラリストの集合では、植物の系統とタンニンが有意な説明力を示した。一方、寄主利用が分散的な集合では、植物の系統・形質ともに有意な効果がみられなかった。

自由摂食者は3つの場所すべてで広い食性を示したが、ゴール形成性者・潜葉者はほぼ単食性であった。ジェネラリストの場合、より植物系統発生の深い段階での影響が顕著であったのに対して、系統樹の末端の影響は弱かった。対照的にスペシャリストの場合、おもに植物系統樹の末端における影響を強く受けていた。

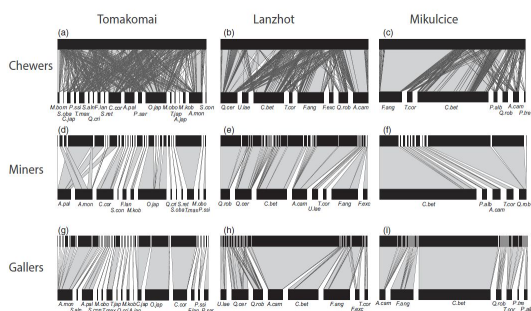


図 - 1 北海道苫小牧とチェコの2箇所における、葉食性昆虫・潜葉性昆虫・ゴール形成性昆虫の食物網構造 (Martin ほか 2017 より)

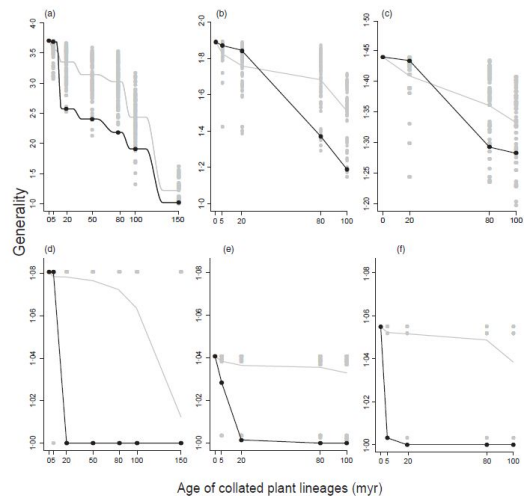


図 - 2 植物の系統関係が昆虫の特殊性に及ぼす影響。a-c: 葉食性昆虫, d-e: 潜葉性昆虫, f: ゴール形成性昆虫 (Martin ほか 2017 より)

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 1件)

Martin Volf, Petr Pyszko, Tomokazu Abe, Martin Libra, Nela Kotásková, Martin Šigut, Rajesh Kumar, Ondřej Kaman, Philip T Butterill, Jan Šipoš, Haruka Abe, Hiroaki Fukushima, Pavel Drozd, Naoto Kamata, Masashi Murakami, Vojtech Novotny (2017) Phylogenetic composition of host plant communities drives plant herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology* 86(3): 556-565

〔学会発表〕(計 3件)

阿部智和・Rajesh Kumar・Martin Volf・Martin Libra・阿部永・福島宏晟・Vojtech Novotny・村上正志・鎌田直人 (2016) 葉食性鱗翅目昆虫ギルドの機種選択及び専門化に対する植物の系統と形質の影響. 第127回日本森林学会大会 神奈川県藤沢市 2016-03-28

* 阿部智和・Rajesh Kumar・Martin Volf・Martin Libra・阿部永・福島宏晟・向後良亮・Vojtech Novotny・村上正志・鎌田直人 (2017) 冷温帯落葉広葉樹林における樹種間の鱗翅目群集集合決定要因. 日本生態学会第64回全国大会 東京新宿区 2017-03-15

Abe T, Kumar R, Volf M, Libra M, Abe H, Fukushima H, Novotny V, Murakami M, Kamata N (2015) Host plant phylogeny and folivorous Lepidoptera guild in a cool-temperate deciduous forest in Japan. 6th Symposium of Asian University Forest Consortium. Nantou, Taiwan 2015-10-06

6. 研究組織

(1)研究代表者

鎌田 直人 (KAMATA, NAOTO) (東京大学・大学院農学生命科学研究科・教授)
研究者番号：90303255

(4)研究協力者

村上正志 (MURAKAMI, MASASHI) (千葉大・大学院理学系研究科・准教授)

Vojtech Novotny (チェコ科学アカデミー・生物学センター・教授)

Rajesh Kumar (インドエリ蚕ムガ蚕研究研究所・ジョルハット支所・研究者D)

Martin Volf (チェコ科学アカデミー・生物学センター・博士研究員)

Martin Libra (南ボヘミア大学・理学部・博士課程学生)

阿部永 (ABE, HARUKA) (千葉大・大学院理学系研究科・修士課程学生)

福島宏晟 (FUKUSHIMA, HIRONARI) (千葉大・大学院理学系研究科・修士課程学生)

阿部智和 (ABE, TOMOKAZU) (東京大学・大学院農学生命科学研究科・修士課程学生)

Roll Lilip (ニューギニア・昆虫研究所・研究員)