

令和 6 年 9 月 12 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03321

研究課題名(和文) 内在性植食性昆虫における寄主転換・多様化過程とその駆動要因

研究課題名(英文) Processes and driving factors of host shift and diversification in endophytic phytophagous insects

研究代表者

加藤 真 (Kato, Makoto)

京都大学・人間・環境学研究所・名誉教授

研究者番号：80204494

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,500,000円

研究成果の概要(和文)：潜葉虫の多様性に関する網羅的調査を行い、コケ植物に潜孔するコケハモグリバエ類の多様性を世界で初めて明らかにした。コケ植物に潜葉するハモグリバエ科は1種のみが記載されていたが、本研究によって日本から39種のコケハモグリバエが発見され、それらはすべてPhytoliriomyza属に属し、そのうち37種は新種であった。39種のうち、36種はタイ類を、3種はツノゴケ類を利用しており、それぞれ高い寄主特異性を持っていた。分子系統解析を行ったところ、コケハモグリバエ類は、被子植物を利用する系統がコケ植物に寄主転換を起こし、その後、コケの属間・種間の寄主転換を繰り返して、多様化を遂げたことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまで、食植性昆虫は被子植物の多様化に追従するように多様化したと考えられてきた。しかし本研究は、コケ植物を利用するハモグリバエ類が高い多様性をもち、しかもそれぞれの種が高い寄主特異性を持っており、寄主転換の繰り返しを伴う食植性昆虫の多様化が、被子植物上だけでなくコケ植物上でも起こったことを世界で初めて明らかにした。タイ類は油体に多くの二次代謝産物を含有しているが、油体が被食防衛に深く関わってきた可能性も示された。コケ食昆虫にはコバネガ類やシトネアブ類のような中世代起源のものが知られていたが、新生代に被子植物食からコケ食になった種群もあるという今回の発見は、植物食の進化に多くの示唆を与える。

研究成果の概要(英文)：Through extensive search for diversity of leaf-miners, I found remarkable diversity of agromyzid flies associated with bryophytes. While only one agromyzid species had been described in the world, in Japan I found 39 bryophyte-associated agromyzid species, all of which belongs to Phytoliriomyza, and 37 among 39 were described as new species. Among the 39 spp., 36 utilize liverworts, 3 utilize hornworts, and all were highly host-specific. Molecular phylogenetic analyses revealed that host shift from angiosperm to bryophytes had occurred once, and that repeated host shifts across bryophyte genera/species caused the thallus-miner diversity.

研究分野：生態学

キーワード：leaf-miner Agromyzidae phytophagous insect host shift diversification liverwort hornwort bryophyte

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

食植性昆虫は、寄主植物との間の化学防衛をめぐる共進化によって、寄主特異性を高めつつ、多様化を遂げてきた。その中でも特に内在性植食昆虫、植物の化学防衛にさらされるために寄主特異性が高く、這い跡を潜孔という形で葉に残すため、個体の履歴や行動が記録され、死亡要因の大半が寄生蜂の攻撃に因る、という特徴がある。このような特徴によって、内在性植食昆虫は、寄主転換を伴う多様化が著しく、多様性や生態情報を把握しやすく、寄生蜂の攻撃が介在した潜葉虫の潜孔様式の進化も予見される。



図 1. コケを利用する昆虫: a-b ジャゴケを利用するコバネガの幼虫と成虫; c-d ホソバミスゼニコケに潜葉するシトネアブの幼虫と成虫; e-f カンハタケゴケに潜葉する幼虫と成虫。

私はこれまで本来の生態学の研究の傍ら、日本産すべての種の植物を対象にした、潜葉虫の網羅的探索・飼育を行ってきた。どの種の潜葉虫がどの植物を利用しているか、そしてそれぞれがどのような潜孔様式を持っているのか、どのような寄生蜂にどのくらい攻撃されるのか、といった膨大なデータが集まってきている。

また、潜葉虫がいつごろ起源し、どのように多様な陸上植物を利用していったのかという進化史は、植食者の多様化を考える上で重要なテーマである。例えば、コケを利用する昆虫には、鱗翅目のコバネガ科、双翅目のシギアブ科やハモグリバエ科の一部が知られているが(図 1)、それらの多様性や多様化過程は謎に包まれたままである。コケに潜るハモグリバエはフランスから 1 種が記載されているのみであるが、かなり多くの種が日本から見つかっていた。

2. 研究の目的

食植性昆虫の著しい多様性と、それぞれの種の寄主特異性の高さは、食植性昆虫が寄主植物の多様化に追従するように多様化してきたことを物語っている。この多様化の背景には、植物の化学防衛をめぐる植物と食植性昆虫の軍拡競争と、それに伴う食植性昆虫の寄主特異性の獲得がある。本研究では、潜葉虫の寄主植物利用様式のデータベースを完成させる一方で、植物と昆虫の系統関係を照合させつつ、内在性食植性昆虫の起源・寄主転換・多様化の過程とその駆動要因を明らかにすることを目的としている。特に、コケを利用するハモグリバエ科の多様性と寄主利用様式の軌跡を明らかにすることによって、食植性昆虫の多様性と進化に迫りたい。

3. 研究の方法

多様な陸上植物を対象とした潜葉虫の網羅的探索を行い、得られた潜葉虫の寄主植物、潜孔様式、寄生蜂群集などのデータを集約した。潜葉虫の中には、その多様性や分類が十分に明らかにされていない分類群が多くあり(スイコバネガ科、チビガ科、ハモグリガ科、フシコバエ科、ハモグリバエ科、ハバチ科、タマムシ科、ハムシ科、ゾウムシ科など)、それらの多様性把握と分類を進めた。こうして得られた潜葉虫の寄主植物利用の情報をデータベースとしてまとめた。

特に、コケに潜葉するハモグリバエ科について網羅的なサンプリングを行った。コケに潜葉するハモグリバエ科の多様性の記載と、分子系統解析を進め、コケ食の起源や寄主特異性を分析した。

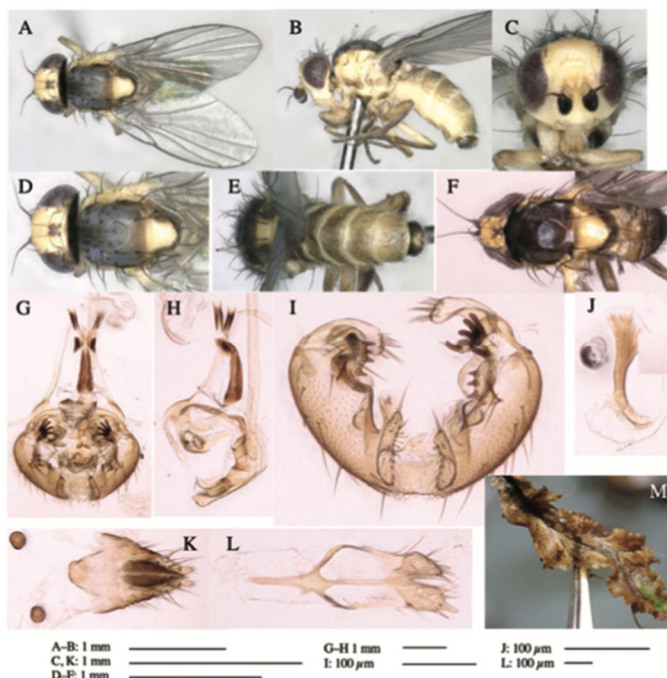


図 2 ゼニコケに潜葉するハモグリバエの 1 種 *Phytoliriomyza tsukuyomi* の外部形態と交尾器形態、そして潜孔葉。

4. 研究成果

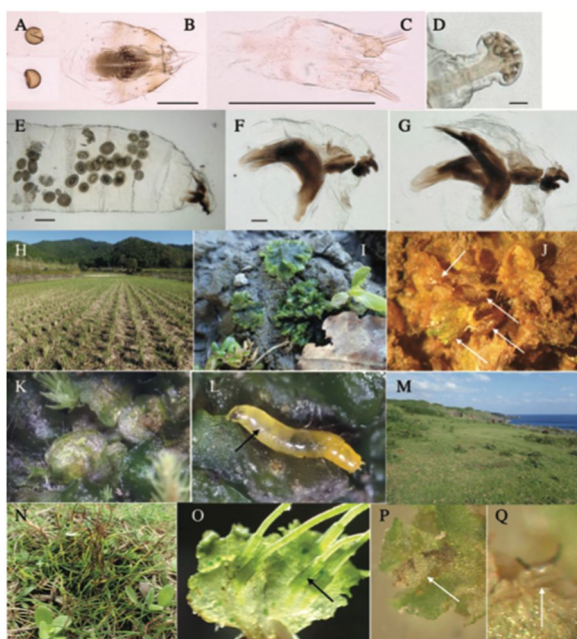
(1) コケハモグリバエの多様性と系統

潜葉虫の多様性に関する網羅的調査を行い、コケ植物に潜孔するコケハモグリバエ類の多様性を世界で初めて明らかにした(表1)。コケ植物に潜葉するハモグリバエ科は1種のみが記載されていたが、本研究によって日本から39種のコケハモグリバエが発見され、それらはすべて

表1 日本に生息する39種のコケハモグリバエのリストとそれらの寄主植物。

Code	Phytoliriomyza species	Host plant division	Host plant family	Host plant genus	Host plant species	No. host genera	No. host species	Distribution ¹								
								HK	HN	SK	KS	YK	AM	OK	YY	
1	<i>dorsata</i>	Marchantiophyta	Marchantiaceae	<i>Marchantia</i>	<i>M. polymorpha</i>	1	1	1								
2	<i>igniculus</i>			<i>Marchantia</i>	<i>M. polymorpha</i>	1	1	1	1							
3	<i>tsukuyomi</i>			<i>Marchantia</i>	<i>M. polymorpha</i>	1	1		1							
4	<i>marchantiae</i>			<i>Marchantia</i>	<i>M. paleacea</i> , <i>M. p. diptera</i> , <i>M. polymorpha</i> , <i>M. papillata grossibarba</i>	1	3	1	1	1	1					
5	<i>nubatama</i>			<i>Marchantia</i>	<i>M. papillata grossibarba</i> , <i>M. emarginata cunciloba</i> , <i>M. pinnata</i>	1	3		1	1	1		1	1	1	1
6	<i>dumortierae</i>		Dumortieraceae	<i>Dumortiera</i>	<i>D. hirsuta</i>	1	1		1	1	1	1	1			
7	<i>crpusculum</i>			<i>Dumortiera</i>	<i>D. hirsuta</i>	1	1		1	1	1					
8	<i>arcus</i>		Aytoniaceae	<i>Plagiochasma</i>	<i>P. pterospermum</i> , <i>P. appendiculatum</i>	1	2		1							
9	<i>plagiochasmatis</i>			<i>Plagiochasma</i> , <i>Asterella</i>	<i>P. pterospermum</i> , <i>A. cruciata</i>	2	2		1							
10	<i>calicicola</i>			<i>Plagiochasma</i>	<i>P. pterospermum</i>	1	1		1							
11	<i>iriotentis</i>			<i>Asterella</i>	<i>A. litukiensis</i>	1	1									1
12	<i>cometiformis</i>			<i>Reboulia</i>	<i>R. hemisphaerica orientalis</i>	1	1		1	1	1					
13	<i>argentifasciata</i>			<i>Reboulia</i>	<i>R. hemisphaerica orientalis</i>	1	1		1	1	1	1				
14	<i>longifurcae</i>			<i>Reboulia</i>	<i>R. hemisphaerica orientalis</i>	1	1		1	1						
15	<i>falcata</i>			<i>Reboulia</i>	<i>R. hemisphaerica orientalis</i>	1	1		1							
16	<i>antriformis</i>			<i>Reboulia</i>	<i>R. hemisphaerica orientalis</i>	1	1		1	1						
17	<i>rebouliae</i>			<i>Reboulia</i>	<i>R. hemisphaerica orientalis</i>	1	1		1	1					1	
18	<i>wiesnerellae</i>		Wiesnerellaceae	<i>Wiesnerella</i>	<i>W. denudata</i>	1	1					1				
19	<i>luna</i>		Conocephalaceae	<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	2		1	1	1					
20	<i>izuyoi</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. purpureorubrum</i>	1	3		1	1	1					
21	<i>chichibuensis</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	2		1							
22	<i>caliginosa</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i>	1	1			1	1	1				
23	<i>ugetsu</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i>	1	1		1	1	1	1	1			
24	<i>nigrolava</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	2		1	1						
25	<i>brunofasciata</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. purpureorubrum</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	3		1							
26	<i>pallidofasciata</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i>	1	1			1	1	1				
27	<i>luteola</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. purpureorubrum</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	3		1	1						
28	<i>helva</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. purpureorubrum</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	2		1							
29	<i>bifasciata</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	2		1	1	1	1				
30	<i>alpicola</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. salebrosum</i>	1	2		1	1						
31	<i>lanternaria</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i>	1	1		1	1	1	1	1			
32	<i>conocephali</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i> , <i>C. purpureorubrum</i> , <i>C. salebrosum</i> , <i>C. japonicum</i>	1	4		1	1	1					
33	<i>suetsugui</i>			<i>Conocephalum</i>	<i>C. orientale</i>	1	1							1	1	
34	<i>ricciae</i>		Ricciaceae	<i>Riccia</i>	<i>Riccia nipponica</i> , <i>R. miyakeana</i> , <i>R. oryzicola</i> , <i>R. bifurca</i> , <i>R. lamellosa</i> , <i>R. huebeneriana</i> , <i>R. canaliculata</i>	1	7		1	1	1				1	
35	<i>sexfasciata</i>			<i>Riccia</i>	<i>Riccia lamellosa</i> , <i>R. bifurca</i> , <i>R. sorocarpa</i>	1	3		1							
36	<i>caeruleascens</i>			<i>Riccia</i>	<i>R. billardieri</i> , <i>R. huebeneriana</i>	1	2									1
37	<i>foliocerotis</i>	Anthocerotophyta	Foliocerotaceae	<i>Folioceros</i>	<i>F. fuciformis</i>	1	1				1					
38	<i>megacerotis</i>		Megacerotaceae	<i>Megaceros</i>	<i>M. flagellaris</i>	1	1			1	1	1				
39	<i>phaeocerotis</i>		Nototyladaceae, Anthocerotaceae	<i>Anthoceros</i> , <i>Nototylas</i> , <i>Phaeoceros</i>	<i>Phaeoceros carolinianus</i> , <i>Anthoceros punctatus</i> , <i>Nototylas temperata</i>	3	3		1	1	1		1	1	1	1
Total number of species								11	32	18	17	5	6	4	4	

¹HK, Hokkaido; HN, Honshu; SK, Shikoku; KS, Kyushu; YK, Yakushima Is.; Am, Amami Is.; OK, Okinawa Is.; YY, Yaeyama Is.



Phytoliriomyza 属に属し、そのうち 37 種は新種であった。39 種のうち、36 種はタイ類を、3 種はツノゴケ類を利用しており、それぞれ高い寄主特異性を持っていた。コケハモグリバエ類は胸部の色や斑紋と雄交尾器が種間で分化しており、それらに基づいて、37 種の新種記載を行った。これらのコケハモグリバエ類の中には、ゼニゴケ属を利用するものが 3 種(図 2)、ジャゴケ属を利用するものが 15 種、ジンガサゴケを利用するものが 6 種もいて、同所的に複数種が同じ属・種のコケを利用する場合もあった。稲刈り後の水田は、ハタケゴケ属やニワツノゴケ属のコケ類が多く生育していたが、それらの多くは農薬の多用によって激減している(図 3)。そしてこれらの水田のコケに潜

図 3 稲刈りあとの水田に生育するニワツノゴケとヤマツノゴケモドキ、そしてそれらに潜葉するコケハモグリバエの 1 種 *Phytoliriomyza phaeocerotis*。

葉するコケハモグリバエが発見された。

分子系統解析を行ったところ、コケハモグリバエ類は、被子植物を利用する系統がコケ植物に寄主転換を起こし、その後、コケの属間・種間の寄主転換を繰り返して、多様化を遂げたことが明らかになった(図4)。コケハモグリバエには二つの系統があり、クレード1はタイ類を、クレード2はタイ類とツノゴケ類を利用しており、タイ類とツノゴケ類の間でも寄主転換が起こったことが示唆された。

これまで、食植性昆虫は被子植物の多様化に追隨するように多様化したと考えられてきた。

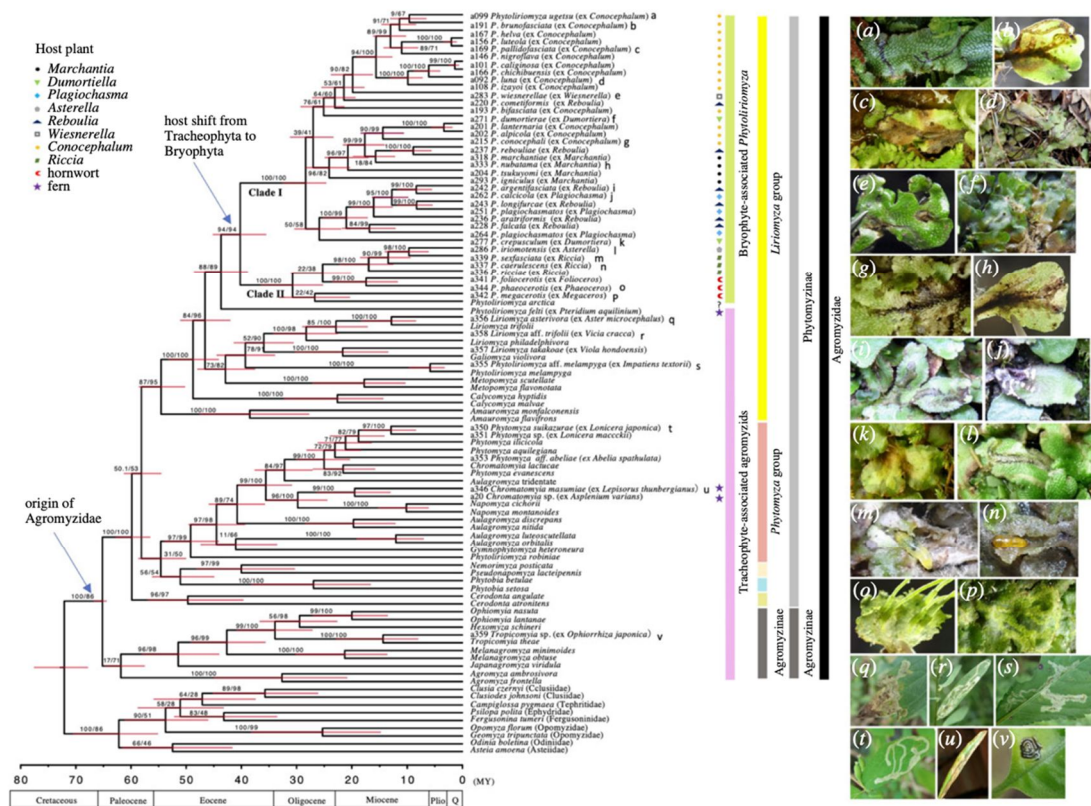


図4 分歧年代を推測して作成したコケハモグリバエ類の多様化の軌跡と、それぞれの種の寄主植物。横軸は年代(100万年)

しかし本研究は、コケ植物を利用するハモグリバエ類が高い多様性をもち、しかもそれぞれの種が高い寄主特異性を持っており、寄主転換の繰り返しを伴う食植性昆虫の多様化が、被子植物上だけでなくコケ植物上でも起こったことを世界で初めて明らかにした。タイ類は油体に多くの二次代謝産物を含んでいるが、油体が被食防衛に深く関わってきた可能性も示された。コケ食昆虫にはコバネガ類やシトネアブ類のような中世代起源のものが知られていたが、新生代に被子植物食からコケ食になった種群もあるという今回の発見は、植物食の進化に多くの示唆を与える。

(2) チビタマムシ類の多様性と潜孔様式

タマムシ科の多くの幼虫は木材穿孔虫であるが、チビタマムシ族は潜葉性である。日本のチビタマムシ類の網羅的サンプリングによって、寄主植物

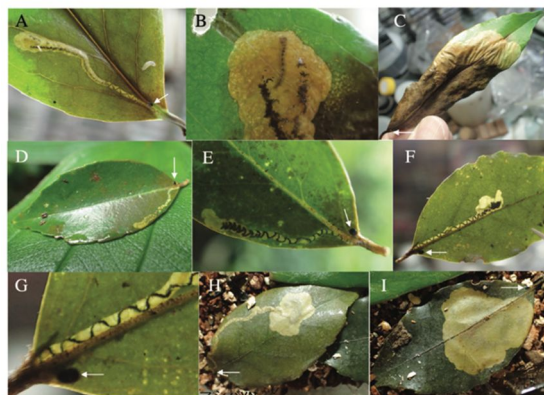


図5 ハイノキ属植物に潜孔するチビタマムシ類の潜孔様式。最初に中肋に潜り、離層形成を促して、落葉を引き起こす。

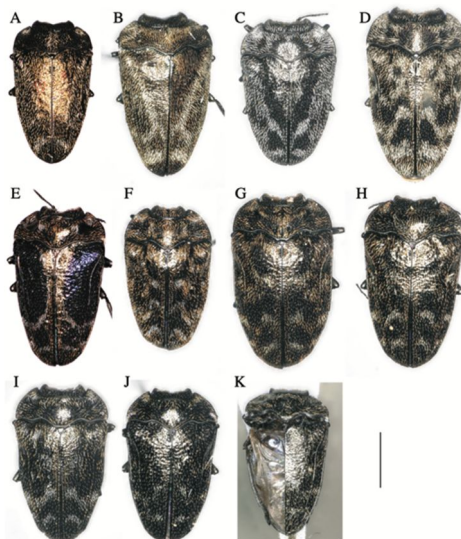


図6 日本に生息するヒラタチビタマムシ属の各種。2種の新種コバンモチヒラタチビタマムシ(d)とオオバヤドリギチビタマムシ(f)を含む。

と潜孔様式を報告した。ハイノキ属植物に潜孔する2種は、最初に中肋に潜り、離層形成を促して落葉を引き起こし、その落葉の葉身を潜孔した(図5)。また、2種の新種を見出し、コバンモチヒラタチビタムシとオオバヤドリギヒラタチビタムシを記載した(図6)。これらの報告に続いて、今後、多様な分類群の潜葉虫の多様性とそれらの潜孔様式について順次報告してゆきたい。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Okamoto, T., Svensson, G. P., Goto, R., Kawakita, A., & Kato, M.	4. 巻 37
2. 論文標題 Nocturnal emission and post-pollination change of floral scent in the leafflower tree, <i>Glochidion rubrum</i> , exclusively pollinated by seed-parasitic leafflower moths	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 197-208
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12368	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kolcsar, L. P., Paramonov, N., Imada, Y., Kato, D., Gamboa, M., Shinoka, D., ... & Watanabe, K	4. 巻 1083
2. 論文標題 Notes on the taxonomic status and distribution of some <i>Cylindrotomidae</i> (Diptera, Tipuloidea), with emphasis on Japanese species	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 13-88
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.1083.75624	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Yamamori, L. & Kato M.	4. 巻 101
2. 論文標題 Effect of a cold event on population and community of pit-inhabiting sea urchins in Western Pacific coasts	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 J. Mar. Biol. Assoc. UK	6. 最初と最後の頁 819-826
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1017/S0025315421000680	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Wong Sato A. A. & Kato M.	4. 巻 36
2. 論文標題 Decorative sterile flowers in nine Japanese species of <i>Viburnum</i> (Adoxaceae) and their influence on pollinator visits	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 567-577
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12347	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kato, M., Yamamori, L., Imada, Y., & Sota, T.	4. 巻 290(2000), 20222347.
2. 論文標題 Recent origin and diversification accompanied by repeated host shifts of thallus-mining flies (Diptera: Agromyzidae) on liverworts and hornworts.	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2022.2347	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kato, M., & Kawakita, A.	4. 巻 1156
2. 論文標題 Diversity and larval leaf-mining habits of Japanese jewel beetles of the tribe Tracheini (Coleoptera, Buprestidae)	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 133–158
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.1156.97768	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamamori, L., Moritaki, T., & Kato, M.	4. 巻 102
2. 論文標題 Terrigenous leaf-utilizing life of the tube-bearing annelid <i>Anchinothria cirrobranchiata</i> (Annelida: Onuphidae) in the deep sea.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom	6. 最初と最後の頁 496-501
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1017/S0025315422000807	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kato, M., Yamamori, L., & Imada, Y.	4. 巻 1133
2. 論文標題 Diversity underfoot of agromyzids (Agromyzidae, Diptera) mining thalli of liverworts and hornworts	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 1-164
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3897/zookeys.1133.94530	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kondo, K., & Kato, M	4. 巻 17
2. 論文標題 Life in coastal pebble sediment: Unique interstitial organism community and selective feeding on meiobenthos by interstitial fishes (Luciogobius: Gobiidae).	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plankton and Benthos Research	6. 最初と最後の頁 165-177
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3800/pbr.17.165	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kato, M., & Sota, T.	4. 巻 25
2. 論文標題 Rediscovery of Macroplea japana (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae), an aquatic leaf beetle once thought to be extinct in Japan.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Entomological Science, 25(3), e12517.	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ens.12517	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------