

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 9 月 19 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2010～2014

課題番号：22405009

研究課題名(和文) Gondwana大陸における昆虫の食植性と被子植物食性の起源

研究課題名(英文) Origin of insect herbivory and angiosperm-feeding in Gondwanaland

## 研究代表者

加藤 真 (Kato, Makoto)

京都大学・人間・環境学研究科(研究院)・教授

研究者番号：80204494

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,500,000円

研究成果の概要(和文)： Gondwana大陸由来の陸塊の湿潤な森林地帯で、さまざまな植物を利用する食植性昆虫の多様性と生態を調査した。特に祖先的な食植性昆虫の記録がある生物多様性ホットスポットとして、アンデス山脈とアマゾン川流域の熱帯雨林(ペルー)、パタゴニアのナンキョクブナ林(チリ)、オーストラリア東部とタスマニアの熱帯・温帯林を調査地を選んだ。多様な食植性昆虫の中で、特にコバネガ科、シギアブ科、シリプトガガンボ科、ユスリカ科、オトシブミ科に注目し、分子系統解析を行ない、系統樹にさまざまな生態情報を重ね合わせ、それぞれの系統で食植性や植物利用様式がどのように起源し、また多様化したかを考察した。

研究成果の概要(英文)： Diversity and natural history of herbivorous insects were studied at several moist forests in Gondwanaland. As hotspots where archaic herbivorous insects were recorded, tropical forests at the Peruvian Andes and Amazon headwaters, Nothofagus forests in Chilean Patagonia, and tropical and temperate forests of Eastern Australia and Tasmania were chosen as study sites. Among diverse herbivorous insects, I focused on Micropterigidae (Lepidoptera), Rhagionidae, Cylindritomidae, Chironomidae (Diptera) and Attelabidae (Coleoptera). By molecular phylogenetic analyses and phylogenetic comparisons of plant-feeding habits of these herbivorous insect groups, we explored when and how herbivory, especially bryophyte-feeding, originated in Micropterigidae and Rhagionidae and how plant-manipulation behavior has diversified in Attelabidae.

研究分野：生態学

キーワード： Gondwana大陸 植物食 コケ食 コバネガ科 シギアブ科 苔類

## 1. 研究開始当初の背景

地球には数百万種(既知種は約175万種)の生物が息しているが、その約1/4を食植性昆虫が占めていると予測されている。したがって、食植性昆虫の適応放散の歴史は、地球の生物多様性の歴史を考える上できわめて重要な意味を持っていることになる。しかし、「食植性」や「被子植物食性」がどのように起源したのかについては、まだほとんどわかっていないと言ってよい。 Gondwana大陸由来の陸塊(南米大陸、アフリカ大陸、オーストラリア、ニュージーランド、ニューカレドニア、ニューギニア、インド亜大陸)の湿潤な森林は、古い時代に起源した祖先的食植性昆虫の宝庫である。また、特異な植物相の上で展開された食植性昆虫の適応放散は、ローラシアでの適応放散とは異なる様相を呈している。昆虫の食植性の起源を考える上で、今回特に注目したのは以下の三つの目である。

### (1) 鱗翅目

食植性昆虫として最も多様である鱗翅目は、その大半が被子植物の植食者であるが、最も祖先的な形態を多く持つ鱗翅目(コバネガ科)はコケ植物食者である。鱗翅目は最も最近になって出現し(ジュラ紀)適応放散した(白亜紀後期以降)昆虫の目であるが、コケ食の系統からいつどのように被子植物食者が出現したのかは、焦眉の課題である。

コバネガに次いで原始的な鱗翅目の系統として、ナンヨウナギの種子に穿孔して摂食するカウリコバネガと、ナンキョクブナの潜葉虫であるモグリコバネガとともに南半球から知られている。これらの原始的な鱗翅目は成虫が大顎を保持しており、鱗翅目の適応放散の黎明期の進化の解明に、多くの情報を提供すると考えられる。

### (2) 双翅目

双翅目では、糸角亜目と短角亜目の両方で何度も食植性が起源している。短角亜目環縫群のハモグリバエ科は潜葉虫として適応放散した科で、被子植物食のものが大半であるが、一部にコケ植物やシダ植物を利用するものが知られている。

近年の分子系統解析によって、現生の双翅目の中で最も祖先的な系統はアミカモドキ科とハネカ科であることが明らかになっている。両者とも幼虫は水棲であり、双翅目が水生昆虫として起源していることは、これら祖先的な双翅目昆虫が藻類食を経験しており、それが上陸後の食植性の前適応になっていた可能性を示唆している。

ユスリカは現在でも幼虫は水棲であるが、そのユスリカの中には、食植性になったものが知られている。また、水中に落ちた落葉に潜葉するユスリカも発見しており、これらのユスリカの食植性がいかに起源し、いかに展開していったのかは興味深いテーマである。

一方、短角亜目直縫群の大半は幼虫が肉食性が寄生性のものが多いが、シギアブ科の一

部で食植性が起源している。これまでほとんど注目されてこなかったこの一群の食植性は、寄主植物がコケ植物に限られるという点できわめて興味深い問題を秘めている。

さらに糸角亜目では、フシヨクバエ科(Sciaridae)やキノコバエ科で食植性が起源している。キノコバエ科は、その和名に反して、きのこ関係を持たない生活をしているものが多い。我々は、キノコバエ科の中にコケを専食するものがあることを発見しており、それらの一部は、チャルメルソウ類などの一部の植物の送粉者となっていることを確認している。

### (3) 鞘翅目

鞘翅目では多食亜目のさまざまな系統で食植性が複数回起源している。特に著しく多様化した系統に、カミキリムシ科、ハムシ科、ゾウムシ科があり、植物の加工様式を著しく発達させたものにオトシブミ科がある。オトシブミ科はゾウムシ上科に属する昆虫で、葉をきわめて洗練された方法で巻き上げて揺籃を形成するいわゆるオトシブミ類から、稚拙な葉巻をつくるもの、葉を裁断するもの、果ては、何も加工しないで葉にただ産卵するものまである。このような植物加工様式が、植物の化学防衛への対処として発達したのか、寄生蜂からの回避手段として発達したのか、あるいはもっと未知の理由があるのか、いまだ謎に包まれている

## 2. 研究の目的

昆虫がいつ植物食という生活様式を採用し、その中のどのような食植性昆虫がいつ「被子植物食」を始めたのか、という問いかけは、陸上生態系の多様性の歴史を理解するために重要な意味を持っている。現在、地球上で植食者として最も反映している昆虫は鱗翅目、鞘翅目、双翅目、膜翅目であり、それぞれの系統で祖先的な食植性昆虫は特に Gondwana大陸由来の陸塊から多く見つかっている。本研究の目的は、南米・オセアニアでの食植性昆虫のフィールド調査と標本採集、およびその分子系統解析をもとに、上記の昆虫の各系統において「食植性」と「被子植物食性」がいつ、どのように起源したのかを明らかにすることである。

## 3. 研究の方法

Gondwana大陸由来の陸塊の湿潤な森林地帯で、さまざまな植物を利用する食植性昆虫の多様性と生態を調査する。特に祖先的な食植性昆虫の記録がある生物多様性ホットスポットとして、アンデス山脈とアマゾン川流域の熱帯雨林(ペルー)、パタゴニアのナンキョクブナ林(チリ)、オーストラリア東部とタスマニアの熱帯・温帯林を調査地に選んだ。また比較のために、マレーシア、ボルネオ、台湾においても調査を行なった。食植性昆虫として適応放散をとげた4目(鱗翅目、鞘翅目、双翅目、膜翅目)に特に注目し、海

外調査によって得られた標本をもとに分子系統解析を行ない、系統樹にさまざまな生態情報を重ね合わせ、それぞれの系統で「食植性」と「被子植物食性」がいつ、どこで、どのように起源し、適応放散がどのように起こったのかを明らかにする。

#### 4. 研究成果

2010年度と2011年度にオーストラリア東部とタスマニアとラオス、2012年度にチリのパタゴニアとマレーシアのサラワク州、およびラオス、2013年度と2014年度にペルーのアマゾン源流部およびアンデス山地とラオス、台湾において、コケ植物と原始的被子植物、およびそれらの植食者の探索を行なった。

オーストラリアとタスマニアでは、コケ食のコバネガ科とシリプトガガンボ科の昆虫を採集し、それらの生態の観察を行なった。また、水没落葉に潜孔する潜葉虫も見つかった。

チリのパタゴニアでは、ナンキョクブナ林において、ナンキョクブナに潜葉するモグリコバネガとコケ食のシリプトガガンボ科昆虫を採集し、その生態観察を行なった。コバネガは採集することができなかったが、ツノゴケに潜葉するハモグリバエが採集された。

ペルーのアマゾン川源流部とアンデス山脈において、コケ食のシギアブを採集し、その生態を観察した。また、ペルー初のコバネガの成虫が採集され、新種記載を準備している。また、世界初のツノゴケの潜葉虫と、コケの虫癭が発見された。

ラオスでは、コケ食のシリプトガガンボ科、シギアブ科、ハモグリバエ科、ハバチ科の昆虫を採集することができ、それらの生態の観察を行なった。さらに、多様な植物加工様式を持つオトシブミ科昆虫の幼虫、および、水没落葉に潜孔するユスリカを採集し、それらの生態の観察を行なった。

マレーシアのサラワク州ランビル国立公園では、コケ食のハムシとメイガを採集し、その観察を行なった。アジアの熱帯雨林は葉状苔類が少なく、コケの潜葉虫は未発見である。

台湾においては、コケ食のシギアブ科、ハモグリバエ科、コバネガ科、コウモリコバネガ科が見つかった。

これらのサンプルをもとに、コバネガ科、シギアブ科、ハモグリバエ科、シリプトガガンボ科の形態調査と分子系統解析を行なっている。

日本列島と台湾のコバネガに関しては、詳細な分布調査と分子系統解析とを行ない、コバネガが日本列島で中新世以降に、寄主植物の寄主転換を経ずに、分布分断によって急速な異所的種分化を遂げたことが明らかになった (Imada et al. 2011)。日本列島に生息するコバネガのこれらほとんどの種がジャゴケ食である。食植性昆虫の種分化には、寄主転換が想定されていたが、移動力の少ないコバ

ネガのような食植性昆虫では、寄主転換を経ずに種分化することがあることを、この研究は示唆している。この解析を通して、未記載のコバネガが存在することも明らかになり、それらの新種記載の準備をしている。今後、ゴンドワナ大陸のコバネガを含めた分子系統解析をする予定である。

ユスリカの多くは水棲のデトリタス食者や濾過食者であるが、一部のグループで水草や水中の落葉に潜葉する生活をするようになったものがある。 *Stenochironomus* 属のユスリカである。特に、照葉樹林を流れる河川源流域では、照葉樹の落葉が水中に多量に供給されるが、そこではこの潜葉性のユスリカが多く見られることが明らかになった (Kato 2015)。照葉樹は葉が厚く、発達したクチクラを持っているために、落葉樹に比べて水中における高い分解耐性を持っており、潜葉性のユスリカの格好の潜葉対象となっていた。このユスリカは葉に潜り、その潜孔の中で常に体をくねらせ、潜孔中に水流を起こしつつ、水中でやわらかくなった葉の組織を摂食していた。一般に食植性昆虫は、植物の化学防衛に対抗して解毒機構を進化させているために、高い寄主特異性をもっている。一方、この潜葉性のユスリカでは、植物の化学防衛物質を水で洗い流すことによって、系統の異なる多様な植物を利用していることが明らかになった。この潜葉性ユスリカは、自然度の高い照葉樹林の中を流れる、自然度の高い溪流に生息するために、水圏を含めた照葉樹林の生態系の自然度の指標であると言える。また、この潜葉性ユスリカは、トビケラなどのシレッダー (破碎食者) に加えて、そのような溪流における水没落葉の分解で重要な役割を果たしていると考えられた。熱帯域や南半球でもこのような落葉潜葉性のユスリカが発見されており、水没落葉の潜葉虫の多様性や起源、生態、生態系機能などについて、世界的規模で分析を加える予定である。

一方、溪畔植物は河川の増水によって水没することがしばしばある。この水没した緑葉には、また別の種のコバネガが潜葉することが明らかになった。分子のバーコーディングにより、このユスリカは、これまでハスの潜葉虫として知られていたハスムグリユスリカと同一であることが明らかになった。この結果は、ハスムグリユスリカが、水中落葉に潜葉するユスリカに近縁であり、水中落葉の潜葉虫から水没緑葉の潜葉虫が起源したことを示唆している。ハスムグリユスリカは日本から東南アジアまで広く分布しており、一部でハスの害虫になっているものの、その本来の生息地は、自然度の高い、アジア各地の湿地や溪畔であり、その寄主植物はハスに限らず多様な水草や水没緑葉であることが示唆された。

次に、多様な植物加工様式を持つオトシブミ科において、分子系統解析と寄生蜂群集の調査を行なった (Kobayashi et al. 2015)。オト

シブミ科の植物加工様式は熱帯から温帯にかけてのアジアで最も多様であり、日本列島でも多様な植物加工様式を持つ多様なオトシブミが息する。分子系統解析で得られたオトシブミ科の系統樹に、植物加工様式と寄生蜂群集の情報を重ね合わせ、オトシブミの植物加工様式の進化過程を考察した。その結果、植物加工様式は、単純な行動から複雑な行動が進化しており、特に螺旋折りを含む精巧な揺籃形成は1回だけ起源しており、しかもその系統ではその後一度もその行動が失われていないことが明らかになった。また、植物加工様式と寄生蜂群集の間に高い相関が見られ、植物加工様式は寄生蜂の攻撃からの回避手段として発達したことが示唆された。寄生蜂の攻撃から逃れようと周到かつ精緻な植物加工様式を発達させたにもかかわらず、寄生蜂のほうもそれら厳重な構造物の中にいるオトシブミの卵や幼虫に寄生する方法を進化させており、結果としてオトシブミは寄生蜂から完全には逃れられなかった。これら一連の結果は、オトシブミの複雑な植物加工様式は寄生蜂との軍拡競争の産物であることを示唆している。

#### 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3件)

- (1) Imada, Y., A. Kawakita, and M. Kato (2011) Allopatric distribution and diversification without niche shift in a bryophyte-feeding basal moth lineage (Lepidoptera: Micropterigidae). *Proceedings of Royal Society B* 176: 3026–3033.
- (2) Kobayashi C., Matsuo K., Watanabe K., Suzuki-Ohno Y., Kawata M. and Kato M. (2014) Arms race between leaf rollers and parasitoids: diversification of plant-manipulation behavior and its consequences. *Ecological Monograph*. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/14-0280.1>
- (3) Kato M. (2015) Intense inhabitation and relaxed host-leaf preference of aquatic chironomid leaf-miners in headwater streams in Asian lucidophyllous forests. *Journal of Natural History*. DOI: 10.1080/00222933.2015.1006279

##### 〔学会発表〕(計7件)

- (1) Imada Y., Kawakita A. and Kato M. Allopatric distribution and diversification without niche shift in a bryophyte-feeding basal moth lineage (Lepidoptera: Micropterigidae). 日本生態学会第59回大会 大津 2012年3月19日
- (2) 小林知里・松尾和典・渡辺恭平・加藤真・植物加工様式ごとに特徴的なオトシブミ科の寄生蜂群集～寄生蜂は葉巻きの進化

にいかに関わったのか? 日本生態学会第59回大会 大津 2012年3月20日

- (3) 今田弓女・加藤真・葉状体に隠された多様性: 苔類を食べるシギアブ科の寄主特異性と寄主転換様式. 日本生態学会第60回大会 静岡 2013年3月7日
- (4) 今田弓女・加藤真・コケ植物食のシギアブにおける食植性の起源と多様化. 日本生態学会第61回大会 広島 2014年3月18日
- (5) 都築高志・加藤真・水中潜葉虫: ハスムグリユスリカの多様な水没葉の利用. 日本生態学会第61回大会 広島 2014年3月16日
- (6) 川北篤・望月昂・加藤真・コミカンソウ科における雄花食性タマバエによる送粉. 日本生態学会62回大会 鹿児島 2015年3月21日
- (7) Sato WA, Kato M. Do insects care about decorations? Attracting function of Hydrangeaceae and Caprifoliaceae decpataove flowers. 日本生態学会 62回大会 鹿児島 2015年3月19日
- (8) 山根美子・加藤真・日本列島におけるジュズイミミズ類の多様性. 日本生態学会62回大会 鹿児島 2015年3月21日

##### 〔図書〕(計1件)

- (1) 加藤 真 (2010) 『生命は細部に宿りたもう-ミクロハビタットの小宇宙』岩波書店. 132 pp.

##### 〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
国内外の別:

取得状況(計0件)

名称:  
発明者:  
権利者:  
種類:  
番号:  
出願年月日:  
取得年月日:  
国内外の別:

##### 〔その他〕

ホームページ等

#### 6. 研究組織

(1)研究代表者

加藤 真 (KATO Makoto)

京都大学大学院人間・環境学研究科・教授  
研究者番号：80204494

(2)研究分担者  
該当なし

(3)連携研究者  
川北 篤 (KAWAKITA Atsushi)  
京大学生態学研究センター・准教授  
研究者番号：80467399

曾田貞滋 (SOTA Teiji)  
京都大学大学院理学研究科・教授)  
研究者番号：00192625