

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 17 日現在

機関番号：16301

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15852

研究課題名（和文）コケを基点とする複雑な食物網を舞台に、隠蔽擬態はいかに進化したか

研究課題名（英文）How crypsis evolves? Role of complex food web starting with bryophytes as ecological background

研究代表者

今田 弓女 (Imada, Yume)

愛媛大学・理工学研究科（理学系）・助教

研究者番号：80818948

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：植食性昆虫には天敵に対する多様な防衛戦略がみられ、とくに植物への隠蔽型擬態は適応進化の例としてよく知られる。だが、隠蔽に關与する形態が食性範囲や生息環境などの生態といかに關連しつつ進化したかを明らかにした研究は少ない。本研究では、シリプトガガンボ亜科（ハエ目シリプトガガンボ科）という独自の系を用いてこれを検証した。多くの種について幼虫の餌と生息環境を解明し、それが体色や肉質突起といった形態的特徴と關連していることが示唆された。とくに陸生コケ食者の体色の解析結果は、各種の体色が生息環境と關連することと、半透明のクチクラが背景色を透過させることで擬態の精密さを高めているという可能性を示唆した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

コケに似た姿をもつ昆虫の幼虫という独自の系について、野外調査、画像解析、形態学・組織学的手法による機能解析、分子系統解析などを行い、これらの成果を統合することで、背景同化が進化する生態学的背景に対して新たな洞察を得ることができた。さらに本研究の成果に基づき、コケと動物の相互作用の観点からみたコケの生態学的機能や、昆虫の幼虫の生態形態に関する新たな着想を得ることができた点でも学術的意義が高いと考えている。

また、本研究成果に基づいて研究代表者は14回の講演を行い、また成果の一部は多数の新聞・雑誌で紹介された。こうした学界内外での活動を通じて社会への還元を十分に成すことができたと考えている。

研究成果の概要（英文）：In herbivorous insects, various defense strategies against natural enemies are observed. In particular, the phenomenon of insects camouflaging into plants has been extensively studied. However, only a limited number of studies have investigated the evolutionary relationship between such camouflage-related morphologies and ecological factors such as diet and habitat. This research aims to address this knowledge gap by focusing on the Cylindrotominae (Diptera: Cylindrotomidae). I have identified the host plants and larval habitats and have suggested a correlation between morphological traits (such as body color, patterns, and fleshy protrusions as cuticular modifications) and ecological characteristics. Moreover, my analysis of body color in terrestrial moss feeders has indicated a link between body colors and habitats, as well as the potential role of the translucent integument in finely tuning camouflage by allowing the transmission of background colors.

研究分野：進化生態学

キーワード：隠蔽型擬態 背景同化 色解析 植食性昆虫 生態形態学

1. 研究開始当初の背景

多くの植食者は、背景に溶けこみやすい形質(色・模様・輪郭など)をもつことで視覚的な捕食者に獲物として検知・認識されることを避けている。こうした隠蔽型擬態は適応進化の例として古くから知られている。だが、こうした擬態がどのような生態学的条件下で進化するかは大部分が未解明である。また、擬態に関わる形態形質には、体色や模様のほか、構造物(突起など)も含まれる。そのような構造物は多面的な機能をもちうるが、構造物の機能に焦点を当てた研究もまた少ない。

私は、特異な形態によってコケなどに隠蔽的に擬態しているシリプトガガンボ科昆虫の幼虫に着目した。シリプトガガンボ科は *Cylindrotominae* と *Stibadocerinae* の2つの亜科を含み、生活史が知られているすべての種の幼虫は植物を餌とする。とくにシリプトガガンボ亜科 *Cylindrotominae* に属する種の幼虫は、植物に溶け込みやすい体色に加えて、肉質突起と呼ばれる柔らかい角状の構造物をもつことで、コケパッチなどの生息環境の背景に巧妙に同化する。シリプトガガンボ類の幼虫のきわめて特異な形態は多くの昆虫学者の関心を惹きつけてきたものの、本群の幼虫の発見は困難なため、幼虫や生活史の全容は多くの種について不明であった。

私は、シリプトガガンボ亜科の5属の幼虫を採集し、それらの生活史の解明に取り組んだ。野外調査と飼育実験に基づき、種間で生息環境や食性が異なることと、そうした生態が形態と関連していることが推測された。本群は擬態進化にかかわる生態学的要因を研究する上で優れた系になりうる。

2. 研究の目的

擬態進化の生態学的条件を解明するため、シリプトガガンボ類幼虫の生態・形態を中心とした生活史の全容を解明した。そうした知見に基づき、擬態に関わる特異な形態である肉質突起の機能について、とくに呼吸、運動、接着といった仮説を検証した。さらに、幼虫の体色と周辺環境の色との間の相関性と、隠蔽型擬態における透過の寄与を検証した。

3. 研究の方法

(1) 生態と形態の解明

日本と北米に生息するシリプトガガンボ類の生活史の全容を解明し、とくに多くの種について食性を明らかにするため、野外での幼虫の直接観察と実験室内での飼育実験をおこなった。

(2) 肉質突起の多面的な機能

肉質突起について提唱された機能仮説(呼吸、運動、接着)について、幼虫走査型電子顕微鏡を用いた微細構造の観察と、パラフィン包埋切片を用いた内部組織の観察に基づいて検証を行った。

(3) 色定量解析による生態と形態の関連性と透過の検証

野外で採取した5種の幼虫の写真を撮影し、それらの写真を用いて CIE Lab 色空間における色解析を行った(Rの *colordistance* を使用)。まず各種の幼虫の体色の種内・種間変異を調べるため、幼虫を側面から同一の灰色背景の下で撮影し、写真をもとにクラスター解析を行なって評価した。また、体色と背景色の類似度を評価するため、各個体を3種類の典型的

な周辺環境(チョウチンゴケ、シノブゴケ、土)の上に置いて撮影を行い、それぞれの種について背景との色距離を算出した。同様の解析により、異なる背景間での幼虫の体色の差を算出することで、体表の半透明なクチクラによる背景色の透過が起きているかどうかを検証した。

4. 研究成果

(1) 生態と形態の解明

日本および北米に分布する5属8種の幼虫の発見・記載し、その生活史を解明した。本群の幼虫はすべて植物食者で、コケまたは被子植物を食べ、陸上から水中まで多様な環境に住んでいた。食性の異なる種間では、形態(体色、模様、肉質突起)と行動習性が異なった。日本に産するセン類食の5種の幼虫形態には、体色、背面突起の形状、色素斑で構成される模様の形状といった形質に著しい種間差が見られた。また、本州・四国における幼虫の野外での食性調査から、マゴケ目チョウチンゴケ科のみを食べる狭食性、チョウチンゴケ科とハイゴケ目4科を食べる広食性といった、食性幅の種間差が見出された。上記の5種間では幼虫の生息環境も異なっており、チョウチンゴケ科のコケ上、ハイゴケ目のコケ上、土・落葉上といった環境から見つかった。

このことから、一連の形態・行動の違いは、異なる天敵のいる環境への適応である可能性が示唆された。とくに陸生コケ食者は、複雑に発達した肉質突起と模様によって周囲のコケの陰影や輪郭を真似ることで、視覚の優れた天敵の目をごまかしていると考えられる。

(2) 肉質突起の多面的な機能

陸生コケ食者の運動性と内部構造を調べた結果、体の側面にある突起は、内部に筋肉が発達し、チョウ類の幼虫のもつ腹脚のような構造をなしており、それを前進する際の運動に役立っていることを発見した。これらの突起は、湿っていて足場の不安定なコケの上を這いまわるのに適した構造と考えられる。

(3) 色定量解析による生態と形態の関連性と透過の検証

写真を用いた色解析によって、各種の体色が生息環境の色と類似するか、体色の種内変異幅は生息環境の幅と関連するか、幼虫体表のクチクラがもつ透過性により、背景同化の精度を高めるかを検証した。4種の体色はいずれも生息環境の背景色と最も近いことが示された。さらに、生息環境の幅が広い種において体色の変異幅が広いといった傾向が見られた。同一個体であっても体色は背景色の影響を受けており、背景色の透過が検出された。

このように、体色の幅とその生息環境の幅が相関することを、種間・種内変異に着目して定量的に示すことができた。また、透過によって背景同化の微調整を行うことが示唆された陸生動物として数少ない報告例である。

文献

Imada Y. 2021. Moss mimesis *par excellence*: integrating previous and new data on the life history and larval ecomorphology of long-bodied craneflies (Diptera: Cydrotomidae: Cydrotominae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 193, 1156–1204.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 6件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Imada Yume	4. 巻 193
2. 論文標題 Moss mimesis <i>par excellence</i> : integrating previous and new data on the life history and larval ecomorphology of long-bodied craneflies (Diptera: Cylindrotomidae: Cylindrotominae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zoological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 1156 ~ 1204
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/zoolinnean/zlaa177	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Li Xuankun, Ellis Emily, Plotkin David, Imada Yume, Yago Masaya, Heckenhauer Jacqueline, Cleland Timothy P, Dikow Rebecca B, Dikow Torsten, Storer Caroline G, Kawahara Akito Y, Frandsen Paul B	4. 巻 13
2. 論文標題 First Annotated Genome of a Mandibulate Moth, <i>Neomicropteryx cornuta</i> , Generated Using PacBio HiFi Sequencing	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Genome Biology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1-5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/gbe/evab229	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Imada Yume, Oyama Nozomu, Shinoda Kenji, Takahashi Humio, Yukawa Hirokazu	4. 巻 12
2. 論文標題 Oldest leaf mine trace fossil from East Asia provides insight into ancient nutritional flow in a plant-herbivore interaction	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-09262-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Kolcsár Levente-Péter, Paramonov Nikolai, Imada Yume, Kato Daichi, Gamboa Maribet, Shinoka Dai, Kato Makoto, Watanabe Kozo	4. 巻 1083
2. 論文標題 Notes on the taxonomic status and distribution of some Cylindrotomidae (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 オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 今田弓女	4. 巻 76
2. 論文標題 コケと動物の相互作用 - コケの生態系機能への新たな視点 -	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 生物の科学 遺伝	6. 最初と最後の頁 196 ~ 201
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Imada Yume	4. 巻 XX
2. 論文標題 Moss mimesis par excellence: integrating previous and new data on the life history and larval ecomorphology of long-bodied craneflies (Diptera: Cydrotomidae: Cydrotominae)	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Zoological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 1 ~ 49
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/zoolinnea/zlaa177	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kato Makoto, Kawakita Atsushi, Goto Ryutaro, Okamoto Tomoko, Kobayashi Chisato, Imada Yume, Nakase Yuta, Nishioka Tatsuki, Chanthavong Bakham, Keothumma Khamsing, Kosaka Yasuyuki	4. 巻 54
2. 論文標題 Community-level plant-pollinator interactions in a Palaeotropical montane evergreen oak forest ecosystem	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Natural History	6. 最初と最後の頁 2125 ~ 2176
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/00222933.2020.1837977	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 該当する

1. 著者名 今田弓女	4. 巻 7
2. 論文標題 コケの進化と生態系機能の統合的理解を目指して	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 アグリバイオ	6. 最初と最後の頁 45 ~ 48
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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22件（うち招待講演 14件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Imada, Yume, Stockey, Ruth A, Rothwell, Gar W, Tomescu, Alexandru M. F
2. 発表標題 Plant-fungal associations in endomycorrhizal root nodules of Early Cretaceous conifers (Vancouver Island, Canada)
3. 学会等名 Botany 2021 (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三好了瑛, 井上侑哉, 今田弓女
2. 発表標題 多様なセン類の胞子繁殖に節足動物が与える影響
3. 学会等名 日本蘚苔類学会大会第50回記念宮崎大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 池田颯希, 今田弓女
2. 発表標題 セン類を専食するケダニ類 (Stigmaeidae: Eustigmaeus) の多様性と摂食行動の探索
3. 学会等名 日本蘚苔類学会大会第50回記念宮崎大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 池田颯希, 今田弓女
2. 発表標題 セン類を専食するケダニ類 (Stigmaeidae: Eustigmaeus) の多様性と摂食行動の探索
3. 学会等名 第30回日本ダニ学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 "コケ擬態昆虫"の窓から覗く、森林生態系におけるコケの機能
3. 学会等名 九州沖縄昆虫研究会秋の例会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Yume Imada
2. 発表標題 Life dependent on mosses: evolution of moss mimesis sheds new light on the secret web of life on moss carpets
3. 学会等名 Entomology Seminar at NC State University（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 フィールド生態学への招待－研究の種をさがして森を歩く
3. 学会等名 日本分子生物学会第44回年会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケと動物の関係 他の植物と違った魅力とは
3. 学会等名 日本生態学会関東地区会シンポジウム植物を巡る生態学（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 三好了瑛, 井上侑哉, 今田弓女
2. 発表標題 コケの胞子繁殖に林床棲の動物が与える影響: 胞子食者の大規模な探索と消化散布の検証
3. 学会等名 日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 池田颯希, 今田弓女
2. 発表標題 コケ上で多様化したダニの発見 コケの吸汁に関わる行動および口器形態の種間比較
3. 学会等名 日本生態学会第69回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 森林生態系におけるコケと動物の相互作用
3. 学会等名 第133回日本森林学会関連集会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 昆虫のコケ擬態と肉質突起の進化
3. 学会等名 昆虫DNA研究会・信州昆虫学会合同大会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケ擬態のパラドックス - シリプトガガンボ亜科（ハエ目）におけるセン類食と特異な幼虫形態
3. 学会等名 日本蘚苔類学会第49回大会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 足元に広がる未知の生態系 - コケ目線で解き明かす植物と昆虫の関係史
3. 学会等名 デジタル進化生物セミナー（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケに擬態するガガンボの幼虫
3. 学会等名 ミュージアムパーク茨城県自然博物館プレミアムトークイベント（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケ食昆虫の自然史 〜生物の暮らしをたずねる旅〜;
3. 学会等名 虫の会（拡張版）第1回 JT生命誌研究館（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケへのカモフラージュにおける昆虫のクチクラの機能
3. 学会等名 第338回生態研セミナー（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yume Imada
2. 発表標題 The web of life on bryophytes' carpets
3. 学会等名 The School for Field Studies（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yume Imada
2. 発表標題 Spiny and translucent: Ecological functions of insect cuticle highlighted by moss camouflage of craneflies (Diptera: Cylindrotomidae)
3. 学会等名 ESA, ESC, and ESBC Joint Annual Meeting
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 進藤帆乃佳, 今田弓女
2. 発表標題 コケに隠蔽擬態するシリプトガガンボ類の幼虫における体色と生息環境の比較
3. 学会等名 日本生態学会第70回大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケの絨毯に広がる未知の生態系：一見パラドキシカルな「コケ擬態」進化の舞台裏を探る
3. 学会等名 第25回ERATO共生進化機構先端セミナー（招待講演）
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 今田弓女
2. 発表標題 コケの絨毯に広がる未知生態系
3. 学会等名 第44回 昆虫学格致セミナー（招待講演）
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>森に棲む生物間の”隠れた繋がり”にせまる https://www.ehime-u.ac.jp/data_study/data_study-173167/ 個人ホームページ https://yumeimada.wordpress.com/</p>

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
研究協力者	進藤 帆乃佳 (Shindo Honoka)		

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
---------	---------