

令和 2 年 4 月 28 日現在

機関番号：16301

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2018～2019

課題番号：18H06077・19K21200

研究課題名(和文)コケ食相互作用の多様性：食痕に基づく植食者群集の時代間比較

研究課題名(英文) Diversity of bryophyte-herbivore interactions: herbivore assemblages in various temporal scales based on the analyses of feeding damages

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) 2,300,000円

研究成果の概要(和文)：コケ類と節足動物の相互作用の変遷を理解するため、現生・化石のコケ類を対象に調査した。(1) 現生のコケ類から、コケを食べる多様な機能摂食群の昆虫が得られた。これらの季節消長についても把握できた。一部の外部食者および潜葉者は、特徴的な食痕から昆虫の科を推定できた。(2) デボン紀、白亜紀前期、中新世のコケ化石から多数の食痕とみられる痕跡を発見した。現生の植食者による食痕の類型化を推し進め、これらの解釈に役立てる。(3) コケ食昆虫の捕食寄生者の多様性の一端を解明した。採択期間の研究は、上記の成果にとどまらず、コケ類の食物網についての未知の課題点を浮き彫りにし、その解決策を見出すための布石となった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

「4億年以上の長い歴史のなかで植物はいかに他生物と関わってきたか」を明らかにするには、現生生物学と古生物学の視点が必要である。本課題は、その両方に取り組んだ数少ない研究として学術的に意義深い。また、日本で身近に親しまれてきたコケが、多くの新種の昆虫(コケ食昆虫やその捕食寄生者)と互いに関わり合っているという発見は、日本が未知の生物多様性の恩恵を受けているという認識を深める点で社会的意義がある。

研究成果の概要(英文)：To elucidate history of interactions between bryophytes and arthropods, I investigated such interactions with materials in modern and in the fossil records. First, this study has revealed that extant bryophytes are consumed by various insect lineages with moderately diverse Functional Feeding Groups. Some external feeders and leaf-miners are distinguishable at family level based on the characteristic feeding damages, which may help understanding traces in bryophyte fossils. Second, examinations of bryophyte fossils have revealed some damages which are interpretable as feeding damages, from three geologic times: in the Devonian, Cretaceous, and the Miocene. Such damages are compared to the modern analogs which allow us to infer the identity. Third, I have fortuitously discovered a diversity of parasitoids (and potential predators) of bryophyte-feeding insects. Overall, this project has provided a new landscape for studies of bryophyte-arthropod interactions.

研究分野：進化生態学

キーワード：生物間相互作用 陸上植物 生物多様性 コケ 昆虫 寄生

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物とそれを食べる節足動物は、現在の陸上生態系でもっとも豊富かつ多様な生物間相互作用である。多くの植物はさまざまな方策によって食害を回避してきたが、節足動物の一部の系統は植物の防衛への対抗策を獲得し、植物食となった。植物が上陸を遂げた後の陸上生態系では腐食連鎖が中心的であったが、節足動物が植物食を開始してから、シダ・シダ種子植物、裸子植物、被子植物へと、植物の進化を後追いするように進出し、寄主範囲を拡大させつつ適応放散した。

コケは現生の陸上植物のなかでもっとも起源が古く、昆虫類に先んじて出現したと推定されている。コケは節足動物から食害を受けることが少ないと考えられてきた。だが、コケと植食者の相互作用を群集スケールで調べた研究はこれまでほとんどなく、その実態は不明である。だが近年、一部の植食者はセン・タイ類の孢子・精子の散布にも関与している可能性が示唆されたことなどから、コケ類をめぐる植物 - 動物間相互作用は注目を集めつつある。

コケ類の化石記録は近年まで少なかったため、他の植物に比べて古生態学的な研究の対象とされることはほとんどなかった。しかし、デボン紀中期(約 3.8 億年前)のタイ類化石から、節足動物による多様な食痕が発見された。このタイ類に油体(タイ類固有の細胞内小器官で、二次代謝物質を豊富に含む)が存在したことは、化学物質を介する被食防衛がこの時代にすでに存在していた可能性を示唆する。さらに、白亜紀前期の炭塊などから保存状態の良いコケ化石が次々と見つかっている。

2. 研究の目的

コケと植食者との相互作用を明らかにすることで、陸上植物が地上で優勢を誇るよりもはるか以前に起きていた「最初期の節足動物と植物の相互作用」への理解は前進する。そこで本研究は、「コケと植食者の相互作用の様相はいかに変遷してきたか」を究明するため、白亜紀の化石および現生のコケ類を対象に植食者との相互作用を探索する。そのうえで、これらの生物間相互作用を化石のコケ類とも照合する。本研究では以下の 2 点を具体目標とした。すなわち、(i) 代表的なコケ種のコケを利用する主要な植食者の多様性、相互作用の実態、季節性の解明、(ii) 白亜紀前期のコケ化石における生物間相互作用の探索と現生種における食痕との照合、である。

3. 研究の方法

調査方法

四国を中心とした日本国内および北米のコケ群落において、原則として月に 2 回の調査をおこなった。おもな調査対象種は、ジャゴケ(ジャゴケ科)、エゾミズゼニゴケ(ミズゼニゴケ科)、マキノゴケ(マキノゴケ科)、ケゼニゴケ(ケゼニゴケ科)、フジウロコゴケ(ウロコゴケ科)、トサハラゴケモドキ(ツキヌキゴケ科)、オオバチョウチンゴケ(チョウチンゴケ科)とした。野外で食痕が観察された普通種のコケは、上記以外の種でも採集した。野外では、各種のコケについて孢子体の形成ステージを記録した。また、配偶体を少量ずつ採取して実験室に持ち帰り、そのなかの植食者を顕微鏡下でさらに探索した。それらのコケのパッチにみられた植食者は食痕と対応づけたのち、(幼虫である場合は)飼育によって可能なかぎり羽化させた。得られた成虫は液浸または乾燥標本とした。

上記の調査対象種のコケの孢子体形成期(四国では 3~5 月)には、孢子体を訪れる節足動物の調査を実施した。コケの孢子体を訪れる節足動物の調査は先行研究が非常に少なく、効率的な調査方法は確立されていない。本研究では、被子植物の訪花昆虫にたいして用いられる手法を参考にし、3 つの調査方法(i)~(iii)を実施した。これらの方法とは、(i) 昼間(9:00-16:00)の目

視による観察、(ii)防水コンパクトデジタルカメラによるインターバル撮影(5分間隔、連続6~29時間)そして(iii)ペットボトルに細工を施した簡易トラップによる捕獲、である。

コケと節足動物の相互作用および同定

本調査によってコケ群落に得られた節足動物について形態に基づいて同定した。すでにコケ食であることが先行研究や自身の予備的な観察から明らかな昆虫の系統については、より重点的な生態調査をおこなうことで、種ごとの食草範囲について新規データを得た。

白亜紀のコケ化石における生物間相互作用

カナダ・バンクーバー島のアップル・ベイ産の白亜紀前期の炭塊から、近年さまざまなセン・タイ類が発見されている。ハンボルト州立大学の古植物学研究チームとの共同研究によって、これらの鉱化石に含まれる豊富なコケ化石における生物間相互作用を調査した。

4. 研究成果

(1) 現生コケ類を利用する節足動物の機能摂食群・食草利用・季節消長

コケの配偶体を利用する節足動物

調査対象のコケの配偶体から出現した昆虫類は約1100個体に及んだ。これらの昆虫類のなかには植食者(およびコケ周辺に棲息する腐植食者)だけでなく、潜在的な捕食者や捕食寄生者と考えられる系統が含まれていた。

飼育によって成虫が得られた昆虫の機能摂食群(口器の機能形態に基づく食性の分類)は、外部食者、穴あけ吸汁者、潜葉者であった。一方、ゴール形成者は本研究の調査ではみられなかった。これらのうち、外部食者は比較的一年中観察されたものの、潜葉者や穴あけ吸汁者は特定の時期に集中的に出現することが示唆された。さらに、一部の外部食者および潜葉者の食痕はきわめて特徴的であり、食痕から昆虫の科を推定できた。

研究期間中に発見されたコケ食昆虫の多くが未知の種であった。しかも、これまでに知られていない相互作用が発見できた。そのため、それらの一部については新種記載を含む論文を発表した。現時点(2020年4月)で出版済みなのは、タイ類のジャゴケを専食するコバネガ類の新属・新種(Imada & Kato, 2018)、世界初のゴールの発見(Ohgue et al. 2018)、水生セン類を用いて営巣するユスリカ(Imada, 2020)である。

コケ食昆虫を宿主とする捕食寄生蜂の発見

上記の調査の実施にともない、コケ群落から羽化してくる寄生性ハチ類の多様性が予期せず明らかになった。これらは少なくとも7科19属にも及び、多くは特定の種のコケ食昆虫と同時期または少し遅れて羽化してきた。このことから、これらのハチ類の多くはコケ食昆虫を宿主としている可能性が示唆される。特筆すべきこととして、タイ類を専食するコバネガ類、キノコバ工類に寄生する寄生蜂の存在を初めて明らかにした。

コケの孢子体を利用する節足動物

代表的なセン・タイ類を対象に、孢子体形成の時期を調べた。先行研究で示唆されているとおり、セン類の孢子体は長期にわたって持続するものの、タイ類の孢子体の寿命は1週間程度と短かった。多くのセン・タイ類において3月~4月上旬に蒴が発達し、蒴柄の伸長がみられた。

孢子を訪れる節足動物の3つの調査方法(i)~(iii)のうち、カメラを用いた定点調査(ii)が最も多くのデータを効率的に得られた。とはいえ、いずれも有効な手段であった。

調査の結果、孢子体を訪れるさまざまな昆虫やダニが観察された。一部は孢子を食べていたが、多くの場合は蒴上を動き回ったり、休止するのみで摂食などの行動を示さなかった。カメラを用いた定点調査では、双翅類(ユスリカ科、ヌカカ科、クロバネキノコバ工科など)、ダニが夜間

から早朝にかけて訪れることが判明した。とくに孢子体が未成熟の段階から裂開後にかけて観察された。

ゼニゴケ綱(ジャゴケなど)の孢子体はタイ類のなかでも比較的長期にわたって持続する。これらの種の蒴において数多くの食痕が見出された。食痕の形状から、セン・タイ類の蒴にたいし「外部食者」(蒴に外部から坑道をつくり、蒴の組織または内部の孢子を咀嚼する)と「穴あけ吸汁者」(蒴に小さな穴を開けて吸汁する)の両方が存在することが示唆された。

(2) 白亜紀前期のコケ化石における生物間相互作用の推定

世界初のコケ類の食痕化石の発見

白亜紀前期の葉状タイ類には、ササラダニによる潜坑と推定されるものがあった。また、複数種のセン類において葉腋部や茎内部に外部食者や茎の潜孔者による食痕とものと解釈できる痕跡を発見した。現生のコケ類にみられる潜葉や穴あけ吸汁については未発見である。

絶滅裸子植物の根粒化石の発見

化石標本調査においては期せずして重要な成果を得た。上記の化石植物層群から特異な構造を示す植物の根化石を多数発見した。これらは現生ではマキ科・コウヤマキ科・ナンヨウスギ科などの一部の裸子植物のみにみられる根の構造ときわめて類似していた。内部には共生菌の菌構造が観察できており、当時の菌根共生の存在を示唆する。根粒化石は世界的にきわめて稀であり、今回の発見は共生菌まで観察できる例として世界で第2番目である。

【本研究の位置づけ】

本研究の主眼である現生の新規相互作用の開拓は、様々な年代、多様な植物群と比較するうえで要石となる。本研究は、コケ食者の多様性とその消長を群集レベルで精査した初めての研究である。

【本研究の学術的・社会的意義】

「4億年以上の長い歴史のなかで植物はいかに他生物と関わってきたか」を明らかにするには、現生生物学と古生物学の視点が必要である。本課題は、その両方に取り組んだ数少ない研究として学術的に意義深い。同時に、日本で身近に親しまれてきたコケが、多くの新種の昆虫(コケ食昆虫やその捕食寄生者)と互いに関わり合っているという発見は、日本が未知の生物多様性の恩恵を受けているという認識を深める点で社会的意義がある。

【今後の展望】

コケの動物散布：孢子体と造精器を訪れる節足動物

本研究により、コケの孢子体観察において有効な調査方法を確立しつつある。現在、セン・タイ類の造精器も対象として含め、さらに調査範囲を拡大している。今後、(i)コケの孢子体を対象とした観察手法の比較検討、(ii)孢子体を訪れる節足動物について、さらにデータ収集を継続する。

コケを起点とする食物網構造の解明

本研究は、コケ類とそれを食べる節足動物の関係だけでなく、コケ食者の捕食者・寄生者といった高次栄養段階についても新たな知見がえられた。コケを一次生産者とする食物網の複雑さを示唆された。次の2~3年間には、コケに擬態するコケ食昆虫(とくにシリプトガガンボ類)に着目し、天敵などの生態学的環境との関係を解き明かしたい。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Ohgue Takayuki, Imada Yume, Wong Sato Akira Armando, Llacsahuanga Salazar Juana Rosa, Kato Makoto	4. 巻 40
2. 論文標題 The first insect-induced galls in bryophytes	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Bryophyte Diversity 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） 10.11646/bde.40.1.1	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 Imada Yume, Kato Makoto	4. 巻 94
2. 論文標題 Descriptions of new species of Issikiomartyria (Lepidoptera, Micropterigidae) and a new genus Melinopteryx gen. n. with two new species from Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Zoosystematics and Evolution	6. 最初と最後の頁 211~235
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3897/zse.94.13748	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 Imada Yume	4. 巻 906
2. 論文標題 A novel leaf-rolling chironomid, Eukiefferiella endobryonia sp. nov. (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae), highlights the diversity of underwater chironomid tube structures	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 ZooKeys	6. 最初と最後の頁 73~111
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3897/zookeys.906.47834	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 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 1件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Yume Imada
2. 発表標題 Bryophyte-arthropod interactions in modern and deep-time
3. 学会等名 第66回日本生態学会全国大会（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yume Imada
2. 発表標題 Moss-fly associations discovered from the Southern Appalachians
3. 学会等名 Entomology 2019 (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

個人のwebサイト https://yumeimada.wordpress.com/ 愛媛大学教育研究者要覧 http://yoran.office.ehime-u.ac.jp/profile/ja.eaddebedbed463c060392a0d922b9077.html
--

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