

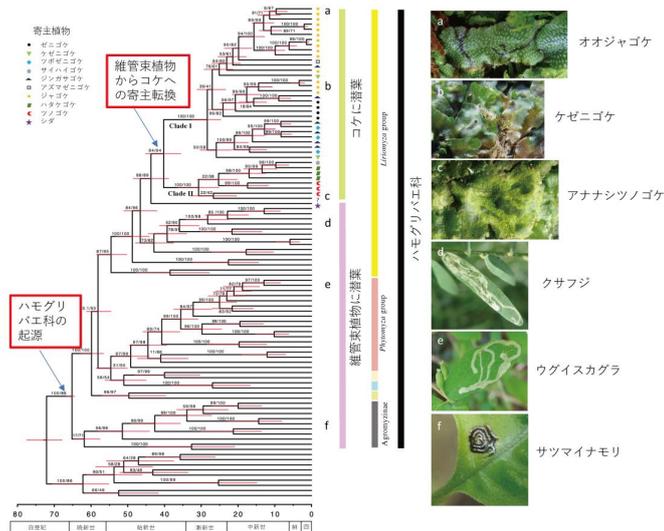
# ハモグリバエにおけるコケ食の起源と多様化過程を解明

## 概要

ハモグリバエ科の昆虫は、植物の潜葉虫（植物の葉の内部に潜り、その組織を食べる昆虫）として著しく種数の多いグループです。とくにほとんどの種は被子植物などの維管束植物を利用していますが、近年、タイ類やツノゴケ類（コケ植物の一群）の葉状体を利用する多様なハモグリバエ（以下、コケハモグリバエと呼称）が日本から発見されました。ハモグリバエ科において、コケを食べるといふ食性がいつごろ、どの系統で、どのように起こったのかは、約 4.7 億年に及ぶ食植性昆虫の多様化の歴史を理解する上で重要な示唆を与えます。

京都大学大学院人間・環境学研究科の加藤真教授（現・名誉教授）と同大学フィールド科学教育研究センターの山守瑠奈助教、同大学大学院理学研究科の今田弓女助教と曾田貞滋教授（現・名誉教授）らの研究グループは、日本列島各地で得られたコケを利用する *Phytoliriomyza* 属 37 種のハモグリバエを含む 47 種のハモグリバエを対象に、核とミトコンドリアの 5 遺伝子の DNA 塩基配列を調べ、系統関係と分岐年代を推定しました。その結果、コケハモグリバエは単系統群であり、維管束植物を利用する系統（*Liriomyza* グループ）と姉妹群の関係にあり、それらの分岐は始新世（約 4040–4380 万年前）に起こったことがわかりました。コケハモグリバエは、漸進世から中新世にかけて（約 3400–533 万年前）、タイ類とツノゴケ類の複数の属をまたぐように、餌となる植物（寄主植物）の転換を繰り返しながら多様化したことが明らかになりました。本研究は、コケ食昆虫が太古の昔に起源した「生きている化石」であるとする従来の見方とは対照的に、被子植物の繁栄する生態系において、コケと昆虫の相互作用が劇的に変化してきたという、植食性昆虫の進化史の新たな一面を明らかにしました。

本研究の成果論文は 6 月 7 日に国際学術誌「*Proceedings of the Royal Society B*」にオンライン掲載されました。



## 1. 背景

昆虫は現在の地球上で最も繁栄している生物の一群であるため、昆虫の多様化に関わった要因と進化史の解明は、生物学の重要なテーマの一つです。昆虫のなかで最も種数の多い5つの目は、鞘翅目（コウチュウ類）、鱗翅目（ガ・チョウ類）、膜翅目（ハチ類）、双翅目（ハエ・アブ類）、半翅目（カメムシ類）です。これらの目が多様化した原因の一つとして、被子植物<sup>(注1)</sup>を主とした維管束植物<sup>(注2)</sup>を食べる能力を獲得し、莫大な資源を利用できるようになったことが挙げられます。これらの昆虫目の主要な系統は、三疊紀末までに出揃っていましたが、白亜紀中頃、被子植物の爆発的な多様化の後を追うように種の多様性が高まってきました。

一方、コケ<sup>(注3)</sup>は現生の陸上植物のなかで最古の起源をもつ植物であり、それを食べる昆虫（以下、コケ食昆虫と呼称）はごく一部の昆虫の系統でしか知られていません。コケ食昆虫の例として、鱗翅目のコバネガ科や双翅目のシギアブ科、シリプトガガンボ科などが挙げられ、これらの昆虫の多くは、特定種のコケのみを食べることが分かりつつあります。最近、コケの葉状体<sup>(注4)</sup>に潜る多様な種のアモグリバエ（以下、コケアモグリバエと呼称）が日本列島の各地から発見されました。アモグリバエ科は主に維管束植物の葉潜り虫<sup>(注5)</sup>として多様性の高いグループです。

アモグリバエ科のように被子植物とコケの両方において多様な種が見られる昆虫の系統は少ないため、コケアモグリバエの進化史の解明は、食植性昆虫の多様化の機構と歴史を知る重要な手がかりを与えます。そこで本研究では、コケアモグリバエが単一の起源に由来するか、また、いつ頃、どのような食性の系統から起源し、どのように多様化していったかといった、食性進化の歴史の究明を目指しました。

注1 被子植物…花をつけ、現在の陸上で最も多様な植物の一群。

注2 維管束植物…維管束をもつ植物であり、コケ植物を除くすべての現生陸上植物（シダ植物、裸子植物、被子植物）が含まれる。

注3 コケ…維管束をもたない陸上植物であり、タイ類、セン類、ツノゴケ類の3つのグループから構成される。配偶体（配偶子をつくる世代）が優勢で、孢子体（孢子をつくる世代）は配偶体に寄生するという世代交代の特徴をもつ。

注4 葉状体…一部のタイ類（葉状タイ類）とツノゴケ類の配偶体をもつ、葉のように平たい器官。

注5 潜葉虫…葉の内部にトンネルを掘るように組織を食べ進みながら成長するという習性をもつ昆虫。一般的に、アモグリバエは、植物の葉に卵を産みつけ、孵化した幼虫は葉の内部を食べて成長し、蛹になり、成虫が羽化すると葉の外に脱出するという生活史を送る。ただしコケアモグリバエの場合には、タイ類とツノゴケ類のもつ葉状体を餌とする。

## 2. 研究手法・成果

著者らは、日本列島各地から、コケを中心に、アモグリバエの潜孔のある葉・葉状体を採集し、その潜葉虫を植物とともに飼育し、羽化した成虫の種を同定し、各種の食性範囲を調べました。その結果、コケアモグリバエは、成虫の外部形態に基づいて *Phytoliriomyza* 属に含まれる37種へと分類されました。そのうち34種はタイ類を、3種はツノゴケ類を利用しており、ほとんどの種が単一の属のコケのみを利用していました。

これらのアモグリバエからDNAを抽出し、核とミトコンドリアの5遺伝子（16S rRNA, 18S rRNA, 28S rRNA, CAD, COI）のDNA塩基配列を得て、系統解析を行いました。さらに、アモグリバエ科のもの

と推定されている潜孔葉の化石 (*Phytomyzites* 属) が産出した年代が暁新世 (約 6400 万年前) であることに基づいて、主要な系統の出現年代を調べる分岐年代推定という解析を行いました。

分子系統解析の結果、コケハモグリバエは単系統群であることが強く支持されました。また、コケハモグリバエは維管束植物を利用する *Liriomyza* グループと姉妹群となり、とくにシダ植物を食べる系統と最も近縁であることが示唆されました。コケハモグリバエと維管束植物を食べる系統が分かれたのは始新世 (約 4040–4380 万年前) であると推定されました。

タイ類やツノゴケ類といった異なる寄主植物を利用するコケハモグリバエの種が、それぞれ 1 つのクレード<sup>(注6)</sup>を形成するかどうかを検証したところ、コケハモグリバエは、タイ類 (ゼニゴケ属、ケゼニゴケ属、ツボゼニゴケ属、サイハイゴケ属、ジンガサゴケ属、アズマゴケ属、ジャゴケ属) を利用するクレードと、タイ類 (サイハイゴケ属、ハタケゴケ属) とツノゴケ類を利用するクレードの 2 つに分かれました。各クレードの内部では、複数の属をまたぐ寄主植物の変更も見られました。コケハモグリバエは、漸進世から中新世にかけて (約 3400–533 万年前)、タイ類とツノゴケ類の複数の属をまたぐように、寄主転換<sup>(注7)</sup>を繰り返しながら多様化したことが判明しました。このように、漸新世において頻繁な寄主転換を伴いつつ多様化したという多様化パターンは、被子植物を利用するハモグリバエともよく類似しており、コケハモグリバエの動的な食性進化の歴史を示唆しています。

注6 クレード…共通の祖先から派生した生物すべてを含む生物群。

注7 寄主転換…食植者が、寄主植物の系統とその範囲を進化の過程で変える現象として、多くの食植性昆虫において知られている。餌を変更するという生態上の変化によって、新しい資源ニッチが利用できるようになることで、昆虫の多様化に繋がると考えられている。

### 3. 波及効果、今後の予定

白亜紀またはそれ以降、被子植物の出現と多様化が、陸上生態系に与えた影響は、「白亜紀陸上革命」として、近年、現生生物や化石の研究者から注目を集めています。コケ食昆虫は、被子植物とあまり直接関わることなく、こうした劇的な生態系の変化の影響を一見すると受けていないように思われます。しかし、今回の研究から、シダを食べるハモグリバエの一部がコケに進出し、約 3400–533 万年前という新しい時代の温帯林で、コケ上での寄主転換を繰り返しつつ多様化していったという歴史が再構築されました。このことは、コケやそれを食べる昆虫が生きている化石として進化的に停滞した存在であるという見方とは対照的です。

今後の課題として、コケを利用する昆虫が少ないなかで、なぜコケハモグリバエが多様化したかを解明するためには、コケのもつ化学成分がもたらした影響も含めた検証が必要であると考えています。

### 4. 研究プロジェクトについて

本研究は科学研究費補助金基盤研究(B) 研究課題「絶対送粉共生と送粉偏利共生の起源と進化」(2000～2002 年度)、科学研究費補助金基盤研究(A) 研究課題「送粉共生系と植物-植食者系における共進化と共種分化」(2006～2009 年度)、科学研究費補助金基盤研究(A) 研究課題「共生系における寄生者の多様性と、寄生者が共生系に与える影響」(2010～2014 年度)、科学研究費補助金基盤研究(B) 研究課題「ゴンドワナ大陸における昆虫の食植性と被子植物食性の起源」(2010～2014 年度)、科学研究費補助金基盤研究(A) 研究課題「植物食の起源とその多様な展開」(2014～2018 年度)、科学研究費補助金基盤研究(B)

研究課題「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」(2019~2022 年度)の支援のもとで行われました。

### <研究者のコメント>

コケは地球上で最初に上陸した緑色植物なので、コケを利用しているのは祖先的昆虫であると信じられてきました。確かに、コバネガヤシトネアブのように、生きている化石というべき祖先的なコケ食昆虫がありますが、コケハモグリバエのように、維管束植物食からコケ食になった一群もいるということは、食植者の多様化を考える上で示唆的です。(加藤 真)

### <論文タイトルと著者>

タイトル: Recent origin and diversification accompanied by repeated host shifts of thallus-mining flies (Diptera: Agromyzidae) on liverworts and hornworts (コケハモグリバエの古くはない起源と、タイ類とツノゴケ類の上で起こった、寄主転換を伴う多様化)

著者: Makoto Kato<sup>1</sup>, Luna Yamamori, Yume Imada and Teiji Sota

掲載誌: *Proceedings of the Royal Society B*

DOI : <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.2347>

### <参考図表>

