

## 植物と昆虫の関係の歴史



京都大学大学院理学研究科  
今田 弓女

### 1章 植物と昆虫の関係と共進化

春はソメイヨシノ、初夏はアジサイというように、色とりどりの花は私たちを魅了します。多様な色や匂い、形をもつ花は、昆虫や鳥などに花粉を運ばせる、動物媒の花に多いことが知られています。その花粉の運び手となる動物に、ハナバチ類が挙げられます（写真1）。ハナバチ類の成虫は、さまざまな花を訪れて花粉や蜜を餌としますが、花から花へと行き来する際、受粉を行います。この関係において、花の色や匂いは花粉を運ぶ動物を誘引する信号として、また、蜜はハナバチ類への報酬として機能しています。

植物とハナバチ類のように、互いに双方から利益を受ける種間関係は、相利共生と呼ばれます。一方で、植物の葉を食べる昆虫は、植物にとっては通常、有害です。このように、昆虫だけが一方的に利益を得るような関係は、片利共生や寄生と呼ばれます。そのため、植物は、これらの昆虫から身を守るべく、棘や毒をもつよう進化してきました。昆虫はこれに対抗するように、植物の毒をかいくぐるような食べ方や共生微生物



写真1 花を訪れるマルハナバチの一種

による消化酵素をもつといった進化を遂げてきました。

このように、異なる生物が互いに適応を促しながら進化することを「共進化」と言います。被子植物の花や化学成分の多様化には、動物との共進化が重要な役割を果たしたと考えられています。

### 2章 コケと動物の関係

私は、植物と昆虫の関係がどのように始まり、どのような道りを辿ってきたかという、種間関係の歴史を研究しています。約4億7000万年前には、植物が陸上に進出し、コケ類、シダ類、裸子植物、被子植物といった多様な系統が次々と進化しました。コケ類は、最初に陸上生活を始めたグループであり、体制や生活史には数々の原始的な特徴が見られます。そのため、コケと昆虫の関係は、植物と昆虫の関係の起源を探る鍵となります。コケ類は岩石、土壌、木の幹など、あらゆる環境に棲んでいますが、昆虫との関係はほとんどわかっていません。

コケ類は、セン類、タイ類、ツノゴケ類という3つのグループからなる植物です。これらの3つのグループでは、維管束をもたないという特徴や世代交代様式が共通しています。コケ類は、配偶体と孢子体の間で世代交代を行い、有性生殖によって孢子で繁殖します。コケ類の精子は、配偶体のもつ造精子器（写真2）という生殖器官でつくられます。それが雨滴などによって周囲に飛散し、造卵器にたどり着くと、卵と受精します。その後、受精卵から孢子体が形成されます。やがて孢子体の内部で孢子が形成され、それが成熟すると、風で遠くへと運ばれます。

このように、コケ類は通常、動物に頼らない方法で繁殖していると考えられています。ところが近年、ダニヤトビムシがコケの匂いに誘引され、精子を運搬す



写真2 ツルチョウウチンゴケの造精器



写真3 ツルチョウウチンゴケの雄花盤を訪れ、精子を食べるトビムシ

るという例が報告されました。実際、コケの雄株がつける雄花盤とよばれる生殖器官に、たくさんのダニやトビムシが集まり、精子を食べている様子が観察できることがあります（写真3）。ダニやトビムシは前期デボン紀頃という非常に古い時代からいる節足動物なので、コケの繁殖にこれらの動物が関与することは、被子植物の虫媒花に似た相利共生の起源を考える上でとても興味深いものです。

### 3章 コケを食べる昆虫の多様化

コケを食べつつ進化してきた昆虫として、コバネガ科のガ類が挙げられます（写真4）。コバネガは最も原始的なガ類とも称され、他のガ類とは系統的に大きく離れています。ガ・チョウ類の成虫はストロー状の吸う口をもち、幼虫は被子植物の葉などを食べる一方、コバネガの成虫は噛む口をもち、幼虫はコケを食べま



写真4 ニッポンヒロコバネの成虫

す。日本列島には25種近くのコバネガ類があり、その多くは非常に狭い地域にのみ分布しています。私は、コバネガ類がどのようにコケと関わりつつ進化してきたかを調べることにしました。

一般に、昆虫の種が分岐し、多様化が起こる原因として、「生態的隔離」と「地理的隔離」という、大きく分けて2つのシナリオが考えられます。生態的隔離とは、昆虫が進化する過程で、集団間で食草などの餌が変わることで、生息場所が分かれ、集団間での遺伝子の交流がなくなっていき、種の分化につながるというシナリオです。一方、地理的隔離とは、川や山などの地理的な障壁によって集団が分断されることで、集団間で遺伝子の交流がなくなっていき、種が分化するというシナリオです。そこで、日本列島のコバネガ類の多様化に、生態的隔離と地理的隔離のどちらがより寄与したかを検証しました。

まず、コバネガがどのようなコケを食べているかを調査したところ、日本に分布する種のほとんどは、ジャゴケというコケを食べていることが分かりました。ジャゴケは日本ではごく普通に見られるタイ類で、表面が蛇の鱗のような見た目をしています。ジャゴケを食べる種の終齢幼虫は、体表に鹿の子模様があり、ジャゴケの上で目立ちにくい姿です（写真5）。また、一部の種のコバネガは、ウロコゴケという異なるタイ類を食べていました。

次に、コバネガの食性の進化を推定するため、DNAの塩基配列を使った分子系統樹を作成しました。その結果、ジャゴケを食べるコバネガ類は単一起源となり、東アジアで起源してから餌を変えることなく、



写真5 ジャゴケを食べるコバネガの一種の幼虫

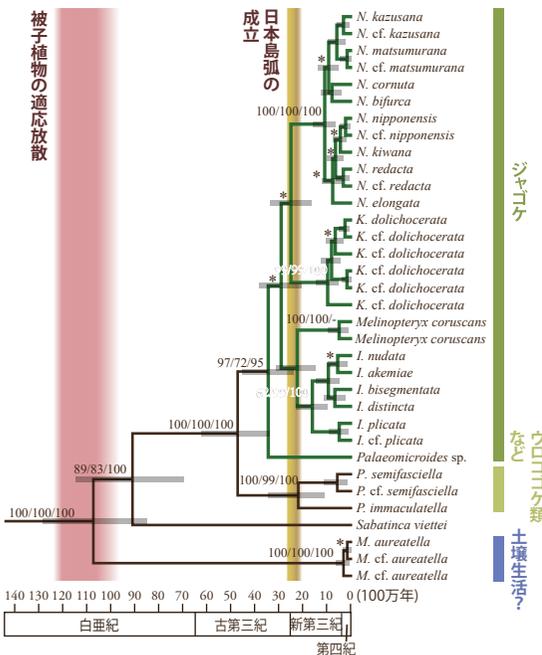


図1 東アジアのコバネガの分子系統樹

更新世（約 200 万年前）に多様化したと推定されました（図 1）。

この研究から、ジャゴケを食べる種は一つの共通祖先で出現してから、比較的新しい時代に餌を変えずに多様な種に分かれていったという歴史が浮かび上がってきました。したがって、日本列島のコバネガの多様化には、地理的な隔離が大きく寄与していることが示唆されました。

従来は、植食性昆虫の多様化には、餌を変更するという生態的隔離が大きく寄与したと考えられてきました。生態的な特徴が分かれることが、種の多様化に重要な役割を果たしたという仮説です。しかし、日本列島でのコバネガは、ジャゴケという 1 種の植物を食べつつ多様化した最大の例であることが判明しました。このように、コバネガが地理的に分化した背景には、コバネガの成虫がとても小さく、飛翔力が乏しいことが関係していると考えられます。移動性の低い生物の集団は地理的な隔離を受けやすく、集団間での遺伝的な交流が途絶えやすいためです。

#### 4 章 植物化石に残る太古の植食者の行動

コケと昆虫との関係から過去を復元するという研究を行っていくうちに、古い時代について知りたいと思うようになりました。そこで、植物化石を使った研究を始めました。

植物は生きている時に、昆虫などに食べられたり、菌に感染したりします。太古の昔に生きていた植物化石のなかにも、食痕や感染の痕跡が観察できることがあります。近年、こうした植物化石に残る食痕を用いて、植物と動物の関係の歴史を復元する試みが、世界各地で進められています。

植物食があったことを示す最古の証拠は、後期シルル紀（4 億 1000 万年前）から見つかっている、植物の胞子が詰まった動物のフンの化石です。このことから、胞子を食べる動物が最初に出現した植食者だったと推定されています。前期デボン紀（約 4 億年前）からは、葉や茎といった器官をもたない、原始的な維管束植物の軸の内部に潜り込んで食べる微小な動物による食痕が残っています。その後も、植物の葉や茎、花や種子といった器官が進化するたび、少し遅れて、それを食べる昆虫が進化する、という進化の流れが推定されています。また、昆虫は、軸や茎に孔を開ける、葉を齧る、虫こぶを形成する、潜葉するといった、様々な摂食方法を進化の過程で編み出しました。

昆虫の多様な摂食行動のなかで最後に現れたのは、潜葉（葉潜り）です。これは、潜葉虫と呼ばれる小さな昆虫が植物の組織の内部に潜り込み、その内部を食べながら成長していくという行動です。潜葉虫の産卵から、脱皮・成長、蛹化といった生活史の大部分が、葉のなかに記録されます。これらは葉に文字を描いた



写真6 キイチゴの葉に潜るモグリチビガ科の一種の潜葉痕  
(黒い筋は幼虫のフン)



写真7 写真6の葉に潜孔する幼虫  
ような幾何学的模様を残し、これは潜葉痕と呼ばれます(写真6,7)。潜葉虫にはガ類やコウチュウ類など、多様な系統のものがいますが、行動習性は系統によって異なるので、潜葉痕の形状から、潜葉虫の系統をある程度特定することもできます。

## 5章 東アジア最古の潜葉痕化石

植物化石に残る食痕は、日本ではほとんど調べられていません。こうした食痕の化石を日本の化石産地で見つけることで、日本の植物と昆虫の進化史についての理解が深まるはずですが、そこで私は、後期三畳紀の植物化石に注目しました。この時代の地球には「パンゲア」という1つの巨大な大陸があり、現在の日本もその大陸の一端をなしていました。ひと続きの大陸のなかでも、地域によって異なる植生が発達しつつありました。そこにはすでに多様な昆虫がおり、現生昆虫の祖先であるバッタ類、カメムシ類、甲虫類、ガ類が



写真8 後期三畳紀のシダの葉化石から見つかった昆虫の潜葉痕  
(美祢市歴史民俗資料館所蔵)

おり、これらの昆虫のものと推定される数多くの食痕が植物化石に残っています。

後期三畳紀の化石産地である、美祢層群の植物化石を調査するため、山口県美祢市にある美祢市歴史民俗資料館を訪れました。後期三畳紀の美祢から発掘されたたくさんの植物化石から、シダ類、イチヨウなどの裸子植物、トクサ類が生い茂るような景観であったということが分かっています。

資料館の展示室に置かれていた化石を観察していたところ「クラドフレビス・ネベンシス」というシダの葉の圧縮化石に目が留まりました(写真8)。その標本の葉に、潜葉痕と思しき痕跡があったのです。この標本には、昆虫が葉の組織の内部を食べて移動しながら残した一列のフンが残っており、そのフンの形状から、現生の潜葉虫に似た摂食行動を取りながら、葉のなかで成長していたことが推定できました。

潜葉痕の世界最古の化石はヨーロッパやアフリカの後期三畳紀の裸子植物から報告されていましたが、美祢で見つかったシダの潜葉痕は、東アジアの化石産地では最古の記録でした。このように、潜葉という特異な摂食行動が2億3000万年前のパンゲア大陸の広い範囲に、さまざまな植物へと広がっていたことを示しています。

近年、現生生物の分子情報や化石を使った研究から、陸上の環境とそこにある生態系の劇的な変化と複雑化の歴史が解き明かされつつあります。生物学や地学の知識や手法を駆使して生物や化石を調べることで、長い地球の歴史のなかで織りなされてきた多様な生物の関係の過去・現在・未来を、より深く理解することができるのです。