

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：22604

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2012～2013

課題番号：24870022

研究課題名(和文) 東南アジア熱帯雨林の一斉開花に対する種子食昆虫の適応戦略の解明

研究課題名(英文) How do insect seed predators adapt to general flowering in Southeast Asian tropical rainforests?

研究代表者

保坂 哲朗 (Hosaka, Tetsuro)

首都大学東京・都市環境科学研究科・助教

研究者番号：50626190

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,300,000円、(間接経費) 690,000円

研究成果の概要(和文)：マレーシアにおいて、数年に一度しか開花結実しないフタバガキ科樹木と、その種子に特異的な種子食ゾウムシの進化的・生態学的相互作用について調査を行った。まず進化的には、近縁なフタバガキ科を利用するゾウムシは必ずしも近縁種ではなく、ゾウムシが寄主の転換や拡大を行ってきたことが示唆された。これは、寄主の結実量が予測しづらいことへの適応策である可能性がある。また生態学的には、ゾウムシの幼虫の中には種子を食害してすぐに成虫になる種と、1年以上成虫にならない種がみられ、後者は幼虫休眠によって長い非結実期間を乗り切っていることが考えられた。

研究成果の概要(英文)：Dipterocarp trees in Southeast Asia are known to flower and fruit every 2 to 10 years. In the present study, how insect seed predators on dipterocarps adapt to the largely fluctuated seed production of dipterocarps was examined. Molecular phylogeny of the seed weevils showed that closely-related weevils did not always use closely-related dipterocarp species. This implies that weevils might have altered or expanded their hosts to deal with the unpredictable seeding phenology. Also, there were two types of weevil larvae in seeds of dipterocarps; one emerged as adults soon after fruit-fall while the other remains as larvae more than one years. This implies that some larvae have dormancy to survive during non-fruiting period.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：植物 昆虫相互作用 フタバガキ ゾウムシ 種子食者飽食仮説 マレーシア

1. 研究開始当初の背景

フタバガキ科樹木は東南アジア低地熱帯雨林において林冠層・突出木層の70 - 80%を占め、階層構造が発達し、高い生物多様性を誇る「フタバガキ林」を形成する。また、フタバガキ科樹木は通直で良質な材を産出するために、この地域の主要な木材資源でもある。しかしながら、その計画的な森林管理法は未だ確立しておらず、フタバガキ林は伐採や土地開発により減少の一途を辿っている。フタバガキ林の計画的な管理を困難にする要因の一つが種子や実生の供給の不安定さにある(文献)。この地域のフタバガキ科樹木は、2 - 10年に一度、多くの樹種が一斉に開花結実する一方、他の年は殆ど開花しない「一斉開花」とよばれる独特の繁殖生態を持つ。一斉開花はフタバガキ科にとってどのようなメリットがあるのだろうか。一斉開花の進化要因として有力な仮説にJanzen(1974)の「種子食者飽食仮説」がある。これは、フタバガキ科の一斉開花は、長い開花間隔をおくことによって種子食動物の個体数密度を低下させておき、不定期に大量の種子生産を行うことで動物が食べきれない種子を増やし、種子の生存率を上げる繁殖戦略であると説明する仮説である。実際に、一斉開花期以外に結実した種子の多くは昆虫や哺乳類などに食害されるため、フタバガキの更新は一斉開花時に限られると考えられている(Curran et al. 1999, Curran & Leighton 2000)。したがって、林業的・保全学的に重要なフタバガキ林の更新メカニズムを理解するには、一斉開花と種子食者の相互作用の解明が不可欠である。申請者は、フタバガキ種子の主たる食害者である昆虫について、その寄主利用様式や、開花間隔・規模と食害率の関係について、研究を行い、種子食者飽食仮説を支持するいくつかの傍証を得た。しかし一方で、種子食者飽食仮説では説明できない事例も確認された。例えば、種子食者飽食仮説は同調して結実する樹種群が共通の昆虫に食害されることを念頭に置いているが、昆虫種はしばしばフタバガキ科内の属や節に特異的であり、フタバガキ科全体を食害する昆虫は見つかっていない。フタバガキの種子食ゾウムシ *Alcidodes* 属の分類を整理したLyal & Curran (2000)は、異属間の結実同調はこれらの属の共通の祖先種が、現在は別種に分化したゾウムシの共通の祖先種にかつて食害されていた名残ではないか、との仮説を提示している。これを検証するには、フタバガキの系統樹と種子食昆虫の系統樹を比較解析し、フタバガキ科と種子食昆虫の宿主寄生関係の変遷を明らかにする必要がある。また、これまでの調査では、5年の非結実期間を経た一斉開花においても、30 - 40%の種子が食害を受けることが分かった。フタバガキの大量の種子生産(1個体あたり数万~数十万個)を考えると、この数は決して少なく

なく、非結実期も昆虫個体密度がある程度のレベルで維持されていることを示す。ゾウムシ類は成虫が種子に産卵し、幼虫が種子内部を摂食し、羽化と同時に種子から脱出するが、成虫が何を食べ、どのくらい生きるかは全くわかっていない。さらに、ゾウムシの幼虫には4ヶ月の飼育終了後も羽化せずに残存するもの(未同定。以下「残存幼虫」)が多数見られた。これらの幼虫は、エサもとらず、湿度さえ与えれば1年以上生きることが確認され、休眠状態にあることが推測される。種子食昆虫が数年間休眠し、種子生産の凶作年に羽化するのを回避する例は、温帯ではしばしば報告されているが(Danks 2006)、季節変化の不明瞭な湿潤熱帯では知られていない。長い非開花期における種子食昆虫の生存戦略は、フタバガキと種子食者の相互作用系の核心部分であり、フタバガキ種子の虫害管理を考える上でも重要である。

2. 研究の目的

(1) フタバガキ ゾウムシの宿主寄生関係の変遷の解明

フタバガキ科の種子食昆虫の種分化の過程と時期を明らかにするため、主要な種子食ゾウムシである *Alcidodes* 属(ゾウムシ科)、*Nanophyes* 属及び *Damnux* 属(ホソクチゾウムシ科)について分子系統樹を作る。これと既存研究のフタバガキ科分子系統樹(Kamiya et al. 2005 など)を比較解析し、ゾウムシ群の寄主利用の変遷を明らかにする。

(2) 非一斉開花期の種子食昆虫の生存戦略の解明

主要な種子食昆虫である上記ゾウムシ類について、幼虫休眠の有無、代替寄主の利用可能性などについて検討し、非一斉開花期における生存戦略について明らかにする。具体的には、未同定の残存幼虫について、DNA バーコーディングによる同定を行う。また、研究期間中に起こった一斉開花イベントにおいて、フタバガキ科の種子食ゾウムシをサンプリングし、成虫の生存期間、幼虫の休眠メカニズムを解明するための準備・実験を行う。

3. 研究の方法

調査は半島マレーシアのパソ森林保護区で実施した。本調査地は非季節性の熱帯低地林であり、*Shorea* 属、*Dipterocarpus* 属をはじめとするフタバガキ科が優占する「混交フタバガキ林」である。

フタバガキ植物とその種子食ゾウムシ類の系統比較解析(1)、及び種子食昆虫の非開花期の生態解明(2)を行った。

(1) これまでの調査で得られたゾウムシ類の標本を用いて、主要な各属(*Alcidodes* 属、*Damnux* 属、*Nanophyes* 属)について分子系統樹を作成し、既存研究のフタバガキの分子系統樹と比較を行った。まず、フタバガキの種子食性昆虫のDNA情報に関しては、既存研究が存在しないため、

DNA 情報を蓄積する必要がある。したがって、サンプリングした幼虫を種子の内部で3ヶ月間飼育し、羽化成虫となった段階で形態による種同定を行い、その後DNA解析を行った。DNAの抽出には、のちに形態の再確認ができるよう足1本など体組織の一部を用いた。またバーコーディングには、ゾウムシを含む昆虫類の系統解析に有用であるミトコンドリア遺伝子のCO1領域および核遺伝子の28S領域、リボソームRNA遺伝子の16S領域を用いた (Pinzón-Navarro et al. 2010, Hundsdoerfer et al. 2009)。一方で、3ヶ月後も羽化しなかった幼虫(休眠幼虫)や一部の幼虫は幼虫のままDNAの抽出・解析を行った。

- (2) 幼虫の休眠期間および成虫の生存期間に主に焦点を当てた。飼育開始後3ヶ月間成虫にならなかった幼虫の多くは、飼育容器内の土壤中に移動したため、そのまま飼育を継続し、水分だけを与えながら生存期間を調べた。また、蛹化や羽化を引き起こす外部刺激として乾燥が考えられるため、一部の幼虫は2~4ヶ月間、水分を与えずに飼育を行った。成虫に関しては、既存研究で飼育環境において最も生存率の良かったバナナを与えながら飼育し、その生存期間を調査した。

4. 研究成果

(1) フタバガキの種子食性ゾウムシ類の分子系統樹解析の結果、近縁なゾウムシ種は必ずしも近縁なフタバガキ樹種を利用しておらず、寄主の転換や拡大が頻繁に起こった可能性が示唆された。寄主の転換や拡大は、種子生産の変動が大きいフタバガキ樹種を利用する上で、メリットになった可能性がある。熱帯において種子食性昆虫と寄主植物の共種分化過程について検証した研究はまだ少なく、本研究結果は重要である。ただし、今回は系統解析に用いたゾウムシの種数が限られていたため、今後種数を増やして解析を行う必要がある。また、遺伝子による種の分類は、ほぼ外部形態による分類と合致しており、従来分類法の有効性が支持された。

(2) 飼育実験の結果、ゾウムシの幼虫は種子落下後すぐに成虫として脱出するものと種子から這い出し、土壤中で休眠する幼虫に大きく分かれることが分かった(図1)。これらについて遺伝子情報の比較を行ったところ、これらは全く異なる属(もしくは科)であることが分かった。したがって、種子食ゾウムシは種によって、種子散布後すぐに羽化するものと、長期の休眠に入るものの2タイプがあることが分かった。これらの休眠幼虫は未だに羽化していないので、これらの幼虫の種や休眠期間は未だ不明であるが、少なくとも飼育1年後において7割以上の生存が確認できた。ただし、乾燥条件下においた幼虫は、1年以内に全滅した。このように、非季

節性熱帯地域における昆虫休眠の事例は大変珍しく、これは寄主植物の不安定な種子生産への適応であると考えられる。今回得られた休眠幼虫は現在も継続飼育中であり、今後休眠期間や種について解明されることが期待される。一方で、種子散布後すぐに羽化脱出するゾウムシ類の成虫生存期間は飼育環境下で最大3ヶ月であり、非一斉開花期を乗り切るには短すぎる結果となった。これらの種が、自然環境下では成虫で長期間生存できるのか、それともフタバガキ以外の寄主をもつのかを、今後明らかにする必要がある。



図1. フタバガキの種子から得られたゾウムシの休眠幼虫と羽化成虫

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)

Hosaka, T., Niino, M., Kon, M., Ochi, T., Yamada, T., Fletcher, C., Okuda, T. 2014. Effects of logging road networks on the ecological functions of dung beetles in Peninsular Malaysia. *Forest Ecology and Management*, in press. DOI:10.1016/j.foreco.2014.04.004

査読あり。

Numata, S., Yasuda, M., Suzuki, R. O., Hosaka, T., Nur Supardi M. N. Fletcher, C. D., Hashim, M. 2013. Geographical pattern and environmental correlates of regional-scale general flowering in Peninsular Malaysia. *PLoS ONE* 8: e79095.

DOI: 10.1371/journal.pone.0079095

査読あり。

Yamada, T., Hosaka, T., Okuda, T., Kassim, A. R. 2013. Effects of 50 years of selective logging on demography of trees in a Malaysian lowland forest. *Forest Ecology and Management* 310: 531-538.

DOI:10.1016/j.foreco.2013.08.057

査読あり。

[学会発表](計 1 件)

Tetsuro Hosaka. General flowering of dipterocarps and seed predatory insects in Malaysia. 第61回日本生態

学会 . 2014 年 3 月 14 日 ~ 18 日 . 広島

6 . 研究組織

(1) 研究代表者

保坂 哲朗 (HOSAKA, Tetsuro)

首都大学東京・都市環境科学研究科・特任
助教

研究者番号 : 50626190