

平成30年6月19日現在

機関番号：15401

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2017

課題番号：26840150

研究課題名(和文) DNAバーコードを用いた東南アジア熱帯雨林の植物 種子食性昆虫の相互作用系の解明

研究課題名(英文) Understanding the interaction between plants and seed predatory insects in tropical rainforests in Southeast Asia using DNA barcoding

研究代表者

保坂 哲朗 (Hosaka, Tetsuro)

広島大学・国際協力研究科・准教授

研究者番号：50626190

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)：東南アジア熱帯雨林の骨格を形成するフタバガキ科の種子食者にはゾウムシなどの幼虫があるが、飼育下で成虫を得ることが難しい種もあり、種構成の全体像は分かっていない。本研究は、フタバガキ科など東南アジア熱帯雨林構成樹種の種子食昆虫相をDNAバーコーディングにより網羅的に明らかにすることを目的とした。

その結果、フタバガキ科の種子食ゾウムシは、アシナガゾウムシとホソクチゾウムシの仲間のほか、これまで知られていなかったシギゾウムシの仲間が多く存在することが分かった。また、これらのゾウムシと寄主植物の系統情報を合わせて整理すると、ゾウムシの種構成はフタバガキ科の属ごとに大きく異なることが分かった。

研究成果の概要(英文)：Weevil larvae are major pests on seeds of dipterocarps, which dominate tropical rainforests in Southeast Asia. However, species composition of the seed weevils are still unclear due to difficulty in obtaining adult samples by rearing. This study aimed to identify all the weevil species on dipterocarp seeds using DNA barcoding.

We found a new group of Curculio weevils as one of the major dipterocarp seed predators besides Alcidodes and nanophyid weevils already known. Comparing phylogeny of weevils and dipterocarps, we found that species composition of weevils were distinct among dipterocarp genera.

研究分野：生態学、昆虫学

キーワード：熱帯雨林 一斉開花 生物間相互作用 生物多様性 国際情報交換 マレーシア シンガポール

1. 研究開始当初の背景

(1) 東南アジア熱帯雨林におけるフタバガキ科の一斉開花と種子食者飽食仮説

年中高温多湿で花が咲き乱れている、というのが一般的な熱帯雨林のイメージではなからうか。そのイメージを大きく覆すのが、東南アジアの湿潤熱帯において極端な開花パターンをもつフタバガキ科である。

フタバガキ科は東南アジアに470種13属分布し、林冠層・突出木層の70-80%を占め、発達した階層構造をもつ「フタバガキ林」を形成する。フタバガキ科は2-10年に一度、ほとんどの樹種が同調的に開花結実する「一斉開花」を行い(図1)、それ以外の年は殆ど開花しない。このような不規則かつ多種同調的な開花パターンは南米やアフリカなど他地域の熱帯樹木群には見られないものである。フタバガキ林は、マレーシアやインドネシアの主要な木材資源(メランティ、ラワンなどとして日本でも知られる)の供給源であり、かつ生物多様性の宝庫でもあるが、この予測の難しい結実フェノロジーはフタバガキ科の植林事業の大きな妨げともなっており、フタバガキ林は減少の一途を辿っている。

一斉開花の進化要因を説明する有力な仮説にJanzen(1974)の「種子食者飽食仮説」がある。この仮説では、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、不定期に大量の種子生産を行うことで動物が食べきれずに生存する種子の割合を上げる防衛戦略であると考えられる。実際に、一斉開花期以外に生産された種子は昆虫やほ乳類などの食害によりほぼ全滅するため、フタバガキの更新は比較的規模の大きな一斉開花時に限られると考えられている。特に、昆虫類による食害は60-100%にも達する種子の主要な死亡要因であり、これまでも注目されてきた。したがって、一斉開花を行うフタバガキとその種子を特異的に食害する種子食昆虫の相互作用の統合的理解は、林業的・保全学的に重要なフタバガキの更新メカニズムを理解する上で重要である。しかしながら、下に述べるように、もっとも基本的な情報である種



図1. 2014年にマレーシア・パソでの一斉開花で観察されたフタバガキ科25種の果実。

子食昆虫の種構成やそれらの生態についてさえ、まだ明らかになっていない。

(2) フタバガキ科の種子食性昆虫

フタバガキの種子を食害する昆虫はゾウムシ類や蛾類の幼虫である(図2)。特にゾウムシの仲間であるアシナガゾウムシ(*Alcidodes* 属)やホソクチゾウムシ(*Damnux* 属や *Nanophyes*)属の食害する割合が大きい。フタバガキ種子食昆虫の相互作用系の統合的理解には以下の課題がある。

まず、同属のゾウムシ類は形態的に類似した近縁種が多く、隠ぺい種が含まれる可能性がある。

また、ゾウムシ類の幼虫は形態的特徴が乏しいため、従来調査ではこれらの幼虫を一定期間(約3-4カ月)飼育し、羽化脱出した成虫の形質をもとに同定が行われてきた。しかし、申請者のこれまでの研究では、飼育期間内に羽化脱出する幼虫とほぼ同数の幼虫(未同定)が種子内に休眠状態で残存し、そのまま1年以上エサをとらずに生存することが分かっている。これはフタバガキの一斉開花に対する種子食性昆虫の逆適応であるとも考えられるが、これら休眠幼虫がどのようなゾウムシのグループなのか、どれくらいの期間で羽化するのかについては分かっていない。さらに、人工的な飼育環境が全ての種にとって好適な条件とは限らないため、これまでの研究では飼育による羽化の難しい種は除かれている可能性がある。



図2. フタバガキ科の種子食昆虫であるホソクチゾウムシ(左)、アシナガゾウムシ(中央)、ハマキガ(右)の仲間。写真は成虫。

(3) DNA バーコード

このように、フタバガキの種子食性昆虫の全体像は未解明な部分が多い。上記のような隠ぺい種や幼虫の同定に関する問題はDNAバーコードを用いることで、ある程度解決可能である。DNAバーコードとは種に特異的な比較的短い遺伝子領域を読むことで種の同定を行う技術であり、近年昆虫類の同定に大きな力を発揮している。飼育では見られなかった種が多く見つかることも珍しくない。DNAバーコードにより、このように正確かつ網羅的な種子食性昆虫相の解明が可能となる。また、休眠幼虫の同定などにより、一斉開花以外の時に、種子食昆虫がどのように個体群を維持しているのかについても、重要

な示唆が得られると期待できる。

さらに、種子食性ゾウムシの現在の多様性や寄主利用様式を理解するには、ゾウムシとフタバガキの系統進化の歴史を明らかにすることが重要である。DNA バーコードによりもたらされる遺伝子情報は、分子系統樹の構築を可能にし、ゾウムシ類の系統関係の解明に有用である。これと既存のフタバガキの系統樹を比較解析することで、両者の共種分化の過程を明らかにすることができる。

2. 研究の目的

したがって、以下を本研究の目的とする。

(1) マレーシアの熱帯雨林におけるフタバガキ科の種子食性昆虫相を網羅的にサンプリングし、その DNA 情報を蓄積し、種子食昆虫に関する DNA バーコードライブラリを構築する。

(2) 同所的に生育するフタバガキ科以外の広範な樹種についても種子食昆虫相に関する調査を行い、フタバガキ科の種子食昆虫が利用できる寄主植物の範囲について明らかにする。

(3) これらの情報を用いて、休眠幼虫などこれまで得られなかった種子食性昆虫の種同定を行うとともに、休眠や代替寄主の利用など、一斉開花に対する種子食昆虫の適応戦略を明らかにする。

(4) 種子食性ゾウムシ類について分子系統樹を構築し、フタバガキ科の系統樹と比較・解析し、フタバガキゾウムシの共種分化過程を明らかにする。

3. 研究の方法

上記の目的を達成するため、以下の方法・順番で研究を実施した。

(1) 幸運なことに、研究開始時の 2014 年に半島マレーシアにおいて大規模な一斉開花が起きた。この一斉開花において、27 種のフタバガキ科をはじめ、アオイ科、マメ科など 18 科 72 種の樹木から 11,000 個の果実を採集することができた。これらの果実は、実験室内で保管し、種子内部で発育する種子食性昆虫が成虫になるまで飼育し、羽化脱出した成虫を採集した。また、ボルネオ島で研究を行っている協力研究者から種子食昆虫のサンプルをご提供頂いた。

(2) これらの成虫を形態に基づいて同定したのち DNA 情報の取得を行った。

(3) 飼育実験開始後 6 ヶ月以上羽化しなかったものを「休眠幼虫」とし、DNA による種同定を行うとともに、一部は引き続き飼育し、羽化の時期や生存可能期間などの調査を行った。

(4) フタバガキの種子食性昆虫に関する網羅的な DNA バーコードライブラリを構築し、種子食昆虫相の整理および寄主範囲の特定を行った。

(5) 種子食性ゾウムシ類の分子系統樹を構築し、これと既存研究のフタバガキ科植物の

分子系統樹を合わせ、植物種子食性昆虫の共種分化について考察を行った。

4. 研究成果

フタバガキ科から、飼育実験開始後 6 ヶ月以内に成虫として得られた種子食性昆虫には、ハマキガ (Tortricidae) やメイガ (Pyralidae) などの小蛾類も見られたが、多くはホソクチゾウムシ (Nanophyidae) やアシナガゾウムシ (Curculionidae: Alcidodes)、ヒゲナガゾウムシ (Anthribidae) などのゾウムシ類であった。一方で、休眠幼虫はすべてこれらのゾウムシ類とは異なるシギゾウムシ (Curculionidae: Curculio) の仲間であることが DNA バーコードにより明らかになった。シギゾウムシはこれまでフタバガキ科からほとんど知られていなかったグループであるが、寄生率・種数ともに高く、フタバガキ科の重要な種子食性昆虫であることが示唆された。シギゾウムシ類の幼虫は種子散布後、種子から脱出して土壤中に潜入し、6 ヶ月~1 年半以上経ってから、成虫として羽化した。また、これらの幼虫は、水分さえ与えれば 2 年半以上土壤中で生存できることが分かり、休眠状態にある可能性が示唆された。シギゾウムシは長い一斉開花以外の時期を幼虫休眠で生存している可能性がある。



図3. フタバガキ科から新たに発見されたシギゾウムシの仲間

また、これらのゾウムシの系統情報と寄主植物の系統情報を合わせて整理すると、アシナガゾウムシ、ホソクチゾウムシ、シギゾウムシはそれぞれフタバガキ科樹種を概ね属特異的に利用していることが分かった。さらに、アシナガゾウムシはフトモモ科やシナノキ科などから、ヒゲナガゾウムシはアオギリ科やマメ科、ブナ科などからも見られ、この地域の主要な種子食昆虫グループであろうと考えられた。一方で、種子食昆虫の種数や寄生率はフタバガキ科樹種において他の樹種よりも高いことが分かり、フタバガキ科における一斉開花の進化との関連は興味深い今後の課題である。

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 1 件)

Hosaka, T., Yumoto, T., Chen, Y. Y., Sun, I. F., Wright, S. J., Numata, S., Noor, N. S. M., Responses of pre-dispersal seed predators to sequential flowering of dipterocarps in Malaysia, *Biotropica*, 査読有, 49 巻, 2017, 177-185 DOI: 10.1111/btp.12371

〔学会発表〕(計 11 件)

保坂哲朗, 2014 年の一斉開花における *Shorea leprosula* (フタバガキ科) の昆虫による種子食害率, 第 28 回日本熱帯生態学会, 2018 年 6 月 9~10 日, 静岡大学 (発表確定)

保坂哲朗, 種子食昆虫は非一斉開花期をいかに生き延びるのか?, 第 27 回日本熱帯生態学会, 2017 年 6 月 16 日~18 日, 鹿児島県奄美文化センター

保坂哲朗, フタバガキ科の種子は食われやすいか? 熱帯雨林 103 樹種の虫害率比較, 第 64 回日本生態学会, 2017 年 3 月 14 日~18 日, 早稲田大学早稲田キャンパス

Numata, S., Hosaka, T., Long-term reproductive phenology and flora of dipterocarps, 2nd JASTIP Bioresources and Biodiversity Lab Workshop " Collaborative Bioresources and Biodiversity Studies for the ASEAN Region " & Humanosphere Asia Research Node Workshop toward Sustainable Utilization of Tropical Bioresources, 23 January 2017, Kyoto University (招待講演)

Hosaka, T., Frequencies of insect seed predators on dipterocarps and non-dipterocarps: an implication for predator satiation hypothesis, 第 26 回日本熱帯生態学会, 2016 年 6 月 17 日~19 日, 筑波大学筑波キャンパス

Hosaka, T., Yumoto, T., Chen, Y.Y., Sun, I. F., Wright, S. J., Numata, S., Nur Supardi, M. N., Sequential flowering of dipterocarps and pre-dispersal seed predation: which is better, early or late flowering?, 第 25 回日本熱帯生態学会, 2015 年 6 月 19 日~21 日, 京都大学

森本彩夏, 沼田真也, 保坂哲朗, Mazlan Hashim, 谷尚樹, 佐竹暁子, 市栄智明, Nashatul Zaimah Noor Azman, Noraliza Alias, フタバガキ科樹木の繁殖フェノロジーは種によって応答する気象条件が異なるか?, 第 126 回森林学会, 2015 年 3 月 26 日~29 日, 北海道大学

Azmy, M. M., Numata, S., Hosaka, T.,

Mazlan, H., Identification of triggering climatic factors contributed to General Flowering event in Peninsular Malaysia using remote sensing utilities, 第 62 回日本生態学会. 2015 年 3 月 18~22 日, 鹿児島大学
Hosaka, T., Yumoto, T., Chen, Y. Y., Sun, I. F., Wright, S. J., Numata, S., Noor, N. S. M., Responses of insect seed predators to sequential flowering of dipterocarps in Peninsular Malaysia, 51st Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, 20-24 July 2014, Cairns Convention Centre, Cairns, Australia.

Numata, S., Hosaka, T., Amemiya, N., Hashim, M., Yamada, T., Tani, N., Tsumura, Y., Lee, S. L., Muhammad, N., Dipterocarp flora of peninsular Malaysia: a preliminary analysis, 51st Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, 20-24 July 2014, Cairns Convention Centre, Cairns, Australia.

Morimoto, A., Numata, S., Hosaka, T., Hashim, M., Tani, N., Satake, A., Ichie, T., Alias, N., Azman, N. Z. N., Interspecific comparison in reproductive phenology of dipterocarps using long-term flowering and fruiting data at FRIM, 51st Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, 20-24 July 2014, Cairns Convention Centre, Cairns, Australia.

〔その他〕

ホームページ等

<http://home.hiroshima-u.ac.jp/hosaka3/research-theme-research-interests/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

保坂 哲朗 (Hosaka, Tetsuro)

広島大学・国際協力研究科・准教授

研究者番号: 50626190