

平成 30 年 6 月 12 日現在

機関番号：17102

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2014～2017

課題番号：26304014

研究課題名(和文) ベンガル・デルタの農林生態系アリ群集：インドと東南アジアのアマルガム解明

研究課題名(英文) Ant communities in Bengal Delta with special reference to the weaver ant

研究代表者

緒方 一夫 (Ogata, Kazuo)

九州大学・熱帯農学研究センター・教授

研究者番号：40224092

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 8,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、バングラデシュでの農林生態系のアリ相の解明を目的とし、特にツムギアリの系統生物地理について重点的に研究を行った。ツムギアリは熱帯アジアからオーストラリア北部にかけ分布し、本研究以前にはミトコンドリアDNAから7グループに区別され、バングラデシュからは東南アジア型個体群のみが知られていた。本研究ではバングラデシュ全域の64県中47県より90コロニー以上を解析し、その結果バングラデシュの個体群は、西部ではインド型、東部では東南アジア型が優勢で、中央部で混成することが明らかになった。このことは寒冷期に南方に避難した個体群がその終了により北進し、ベンガルデルタで再び会合したためと思われる。

研究成果の概要(英文)：The purpose of the present study is to explore the ant communities in Bangladesh with special reference to the weaver ant. The weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, is distributed from India through SE Asia to Northern Australia and tropical Western Pacific Islands. In the previous phylogeographic study, the populations were divided into 7 groups, of which samples from Bangladesh have been reported to belong to SE Asian group. We have surveyed 47 Districts of Bangladesh including over 90 colonies of weaver ant and analyzed the phylogeography during 2013 to 2018. Our analysis showed that western Bangladesh was occupied by mitochondrial Indian haplotypes, whereas the eastern part was dominated by SE Asian clade. The central parts consisted of the mixture of both Indian and SE Asian clades. This result suggested that the Indian and Southeast Asian clades of *O. smaragdina* expanded their distribution northward after glaciation and the two clades supposedly encountered in Bangladesh.

研究分野：昆虫学

キーワード：系統生物地理 ツムギアリ バングラデシュ

1. 研究開始当初の背景

ベンガル・デルタ（ガンジス-ブラマプトラ・デルタとも呼ばれる）はガンジス、ブラマプトラ（ジャムナ）、メグナの河川によって形成された沖積低地で、その大部分を占めるバングラデシュは大半が低平な農耕地である。インド亜大陸の東端に位置することから生物地理学上インドシナとインドの要素が混成、生物種の分散や人為的要因による攪乱の影響を受けていると想定される。

そこでバングラ国内の生態的地域区分に対応した学術調査を計画し、ベンガル・デルタのアリ群集のインドシナ-インド要素のアマルガム（混成物）的様相を明らかにし、南アジアでの生物多様性の成因を探る。

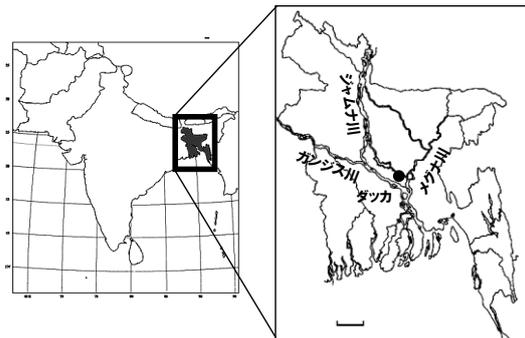


図1. バングラデシュの位置および主要河川

2. 研究の目的

ツムギアリ (*Oecophylla smaragdina*) は樹上営巣性で熱帯アジアからオーストラリア北部にかけて広域に分布し、果樹園等で普通に見られる。これまでの mtDNA による系統地理学的分析からインドに分布する個体群がもっとも分化が古く、東南アジア~オーストラリアに分布する個体群と区別されることが示されている (Azuma et al, 2006 ; 図2)。東南アジアに分布する個体群はさらに6タイプに分化するとされていた。

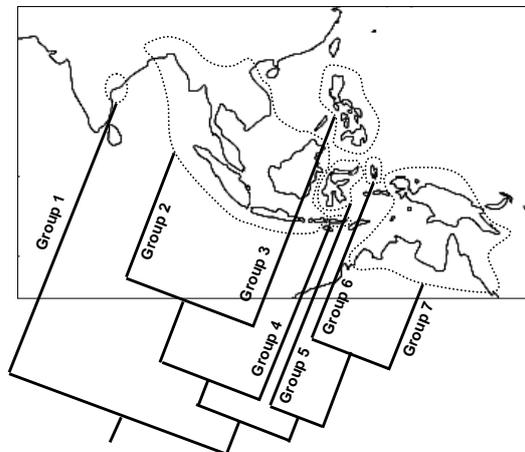


図2. ツムギアリの系統地理(緒方, 2007)

バングラデシュからは東南アジアに分布するタイプ (Group 2) が記録されているもの

の、使用されたサンプルは限られており、インドの個体群タイプ (Group 1) との境界は明らかではない。そこで、本研究ではインド型タイプがどこまで分布するのか、Group 2 の東南アジア型タイプとの分布上の境界状況を明らかにし、その進化的要因を探ることを目的とした。

なお、本研究では当初「冠水のアリ群集への影響」を明らかにすることも目的の一つとして掲げ、雨季に冠水する低平地での地表性のアリ類についてモニタリングサイトを設け季節的な消長を調査することを計画していた。しかし申請後、現地の政情が不安定となり、ゼネスト等が頻発するようになり、2014年以降は渡航が制限された。特に2016年7月にダッカでおこったテロ事件後しばらくは日本人の渡航が禁止され、また最近まで現地での活動が厳しく制限された。そのため、季節的消長を目的とするモニタリング調査が困難となった。そこで、冠水とアリ群集に関する研究をとりやめ、バングラデシュからの留学生の助けを借りながら、ツムギアリの系統生物地理を中心とする研究を行った。

3. 研究の方法

1) サンプルング

バングラデシュへは航空機を使用、シンガポール/バンコクを経由しダッカに入るというルートでアクセスした。バングラデシュの主要な都市間は幹線道路で結ばれており、国内の移動は基本的に車両により行った。調査地域は流域区分を考慮した上で管区 (Division) 単位で、年度ごとに重点地域を設定、4年間でバングラデシュの全域からサンプルングを行った。採集は1コロニーあたり10個体以上を収集、80%以上のアルコールに保存し、帰国後DNAの抽出を行った。バングラデシュ個体群のミトコンドリア (mt) DNA を用いた分子系統解析と個体群ネットワーク樹分析により、インド型個体群と東南アジア型個体群の地理的分布状況を明らかにする。

2) シーケンシング

解析の対象とした領域は mtDNA の *COI* と *Cytb*、および核 DNA の *LWRh* である。プライマー・操作等は Azuma et al. (2006) に従った。

3) 系統解析

得られた *COI* (639 bp) および *Cytb* (504 bp) の塩基配列のデータについて、MrBayes, MrModeltest, PAUP 等のソフトウェアパッケージを用いて系統解析を行った。

4) ネットワーク分析

ハプロタイプのネットワーク解析には *COI* のデータ (639 bp) を用いて、TCS ソフトウェアにより行った。

5) 分岐年代分析

個体群の分岐年代の推定には、*COI*と*Cytb*のデータを用い、MCMCパッケージにより解析した。

6) その他

個体群間の交配の状況を見るために、核DNAの*LWRh*の塩基配列やマイクロサテライトによる分析も試みた。なお本研究では、DDBJ等公開されているデータベース上のシーケンスデータも利用した。

4. 研究成果

それまでの研究では、バングラデシュからはダッカ管区ジョイデプール周辺のサンプルのみをもって東南アジア（インドシナ）に分布するタイプとして記録されていた。そこで、よりインドと西側国境に近いクルナ管区から調査を開始、インド型の個体群の分布を確認した（文献③）。4年間でバングラデシュのほぼ全域を調査した。以下に、1) mtDNAによる系統解析、2) 個体群の分布状況、3) ネットワーク分析、4) 分岐年代推定について述べる。

1) mtDNAによる系統解析

2016年までに収集したバングラデシュの67調査地点からのサンプルに、これまで公開されているDB情報を加え、mtDNAの*COI*(639bp)と*Cytb*(507bp)による系統解析を行った。分析に用いたサンプルは*COI*のシーケンスデータが58件、*Cytb*のシーケンスデータが51件で結合モデルとして106の塩基配列を扱った。解析にはMrBayes 3.2.1を用い、ベイズモデルにより系統を推定した。

その結果、バングラデシュのツムギアリ個体群は明らかに系統の異なる2つの群から成ることが示された(図1)。一つの系統はインド個体群と同じクレード上にありAzumaら(2006)の「グループ1」に相当する。もう一つの系統は同「グループ2」に相当する。「グループ2」は東南アジア島嶼部ではフローレス島を除く小スンダ列島、スラウェシ島を除く大スンダ列島、およびミャンマーを含むインドシナ半島のほぼ全域に分布する。以降、バングラデシュに分布するツムギアリ個体群のうち「グループ1」をインド型、「グループ2」を東南アジア型とする。

東洋区の生物地理において、インド亜区とインドシナ亜区はアラカン山脈で区別されるが、ツムギアリではインドシナ系の要素がインド亜区にも見られ、アラカン山脈の障壁に関わらず、バングラデシュで2つのタイプが分布することになる。Azumaら(2006)のバングラデシュでの記録は東南アジア型としていたが、これは同国におけるツムギアリ個体群の一部を反映したものにすぎないことが、この研究から明らかになった。

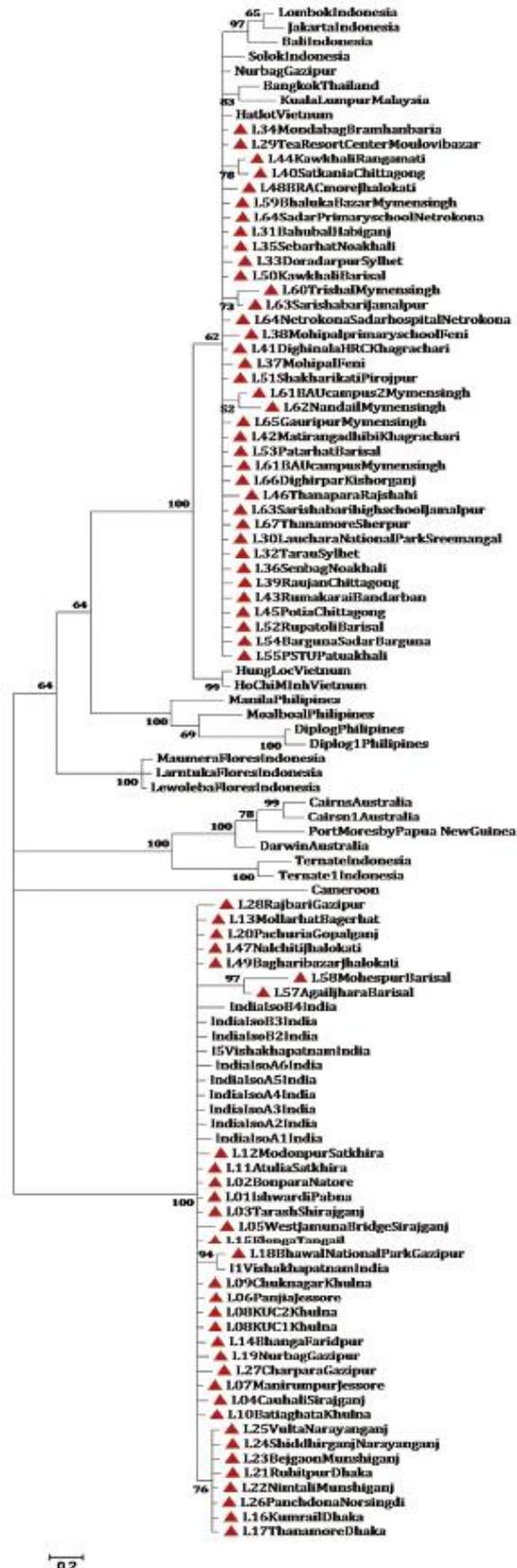


図3. ミトコンドリアによるベイジアン系統樹 ▲はバングラデシュのサンプルで、他のデータは公開されているデータベースのシーケンスを用いた(文献①より)

2) 個体群の分布状況

バングラデシュは行政上8管区(Division)、

64 県(District)に区分されている。本研究では 47 県の調査地点よりサンプリングし、総計で 95 コロニーが得られた。図 4 は本研究で調査したツムギアリサンプルの収集地点で、インド型と東南アジア型を区別して示した。

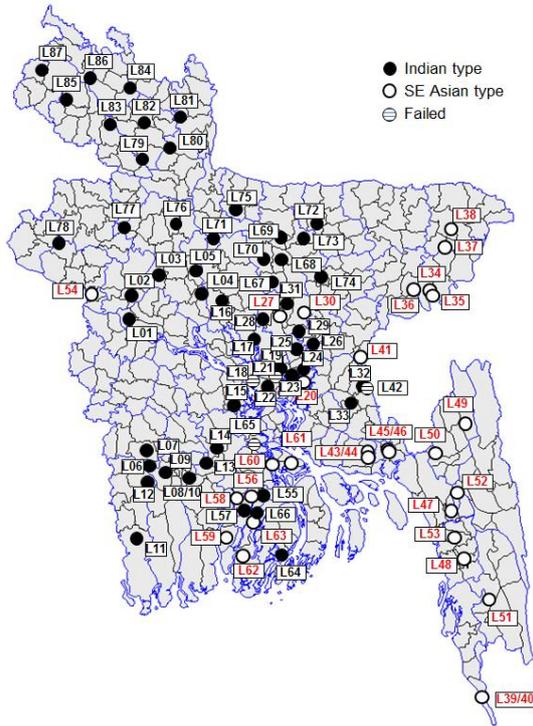


図 4. インド型 (●) と東南アジア型 (○) の分布状況 (文献①より)

収集地点を主要な河川で区分される 5 つのエリアとして設定した (図 5) :

エリア 01-ガンジス川とジャムナ川で区切られる地域でラングプール管区およびラッシャヒ管区が含まれる。

エリア 02-ガンジス川の南側の地域でクルナ管区とダッカ管区の北部が含まれる。

エリア 03-ジャムナ川、ガンジス川、メグナ川で囲まれる地域でマイメンシン管区とダッカ管区の北部が含まれる。

エリア 04-メグナ川の東側の地域でシレット管区とチッタゴン管区の北部が含まれる。

エリア 05-チッタゴン管区の南部が含まれる。

表 1 はこれらのエリアごとのインド型/東南アジア型コロニーの数をまとめた (採集された 95 コロニーのうち、DNA を解析できたものは 84 コロニー)。バングラデシュ西部のエリア 01 やエリア 02 ではインド型が優占し、東部のエリア 04 やエリア 05 では東南アジア型が優占する。東南アジア型はエリア 01 ではインドとの西側国境に近いラッシャヒからも見出されており、かなり西方へも浸透している。一方、インド型は東側国境に近いコミラ県からも見出されている。このように、2 つのタイプの個体群はある境界で区分されるというより、東西で徐々に頻度が変化

する。

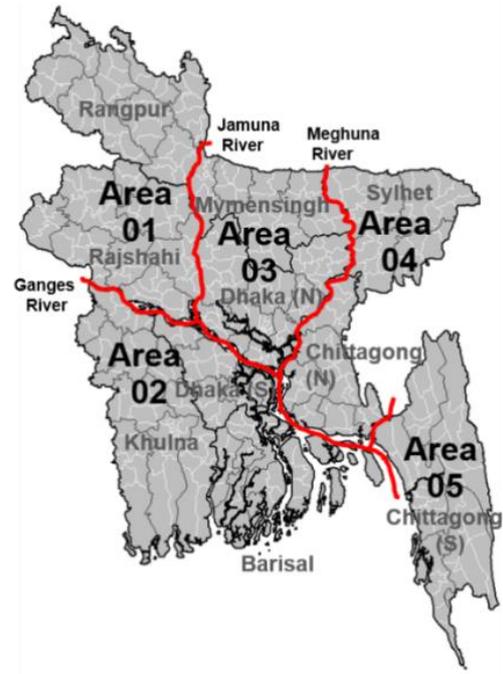


図 5. 主要河川で区分される調査地点の 5 つの地域

これらのことより、バングラデシュでは西部ではインド型が東に向かって、また東部では東南アジア型が西に向かって、それぞれ個体群が分布を拡大したことが示唆される。

表 1. エリアごとのタイプの数

	Surveyed Districts	Sampled Colonies	Type	
			Indian	SE Asian
Area 01	14	18	17	1
Area 02	11	23	15	7
Area 03	10	30	13	11
Area 04	7	15	2	10
Area 05	5	9	0	8
Total	47	95*	47	37

* Including 11 colonies that were unavailable for sequencing.

3) ネットワーク分析

ハプロタイプのネットワーク解析では、*COI* (639bp) の塩基配列データを用いた。図 4 にその結果を示す。バングラデシュのサンプルから 25 のハプロタイプが認められた。うち、14 はインド型であり、11 は東南アジア型である。クルナ県から得られたサンプルには *COI* に関する限りインドからのものと同じハプロタイプを示すコロニーも見出された (文献①)。

またバングラデシュに分布する東南アジア型にはインドネシアやベトナムなどに分布するハプロタイプとのつながりの方が近縁

であり、インド型のハプロタイプ群と直接に連結するわけではないことも明らかになった。これらは、バングラデシュで2つのタイプが分化したわけではないことを示唆している。

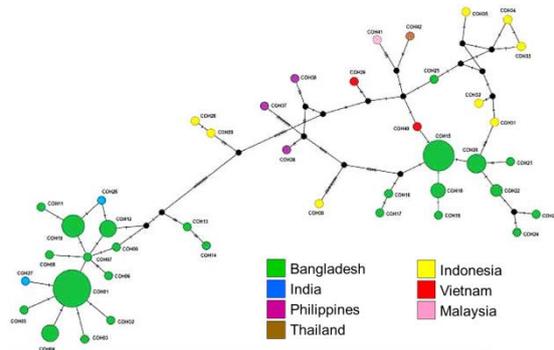


図 4. ハプロタイプネットワーク (バングラデシュの個体群は緑色で示す)。

なお、核の DNA (*LWRh*) からはインドシナを中心に分布する個体群に特異的なタイプ (“*smaragdina A*”) が知られており、インドを含む他の地域のタイプ (“*smaragdina B*”) と区別されている。mtDNA の区分と核 DNA の区分は概ね一致するけれども、本研究ではシレットから核 DNA はインド型で mtDNA は東南アジア型という個体が見つかっている。このことはミトコンドリアでの 2 つのタイプは交雑していることを示している。

4) 分岐年代推定

ツムギアリの化石や琥珀は欧州やアフリカから知られている。最古のもので漸新世から知られており、また先行する研究からは近縁のアフリカツムギアリ (*O. longinoda*) とは中新世の 13.3 百万年～11.3 百万年前に分化、7 グループへの分化は中新世後期から鮮新世にかけての 7.8 百万年～3.6 百万年前と推定されている。

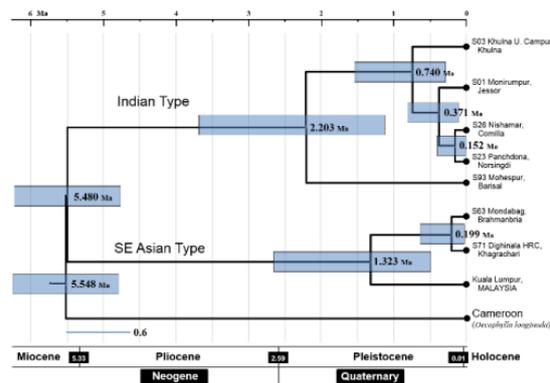


図 5. バングラデシュのハプロタイプの分岐年代推定 (学会発表③より)

本研究で得られたデータから、バングラデシュの個体群の分岐年代を暫定的に推定すると図 5 のようになる。すなわちバングラデシュで見られるハプロタイプはインド型で 2.2 百万年前後、東南アジア型では 0.2 百万年前

後に分化した個体群である。本数値はまだ暫定的で、正確とはいえないが、インド型個体群内のハプロタイプがより古く、更新世の初期であるのに対し、バングラデシュで見られる東南アジア型は更新世の後期に分化したものと考えられる。

5) 総括

ツムギアリの自然分布は熱帯気候域であり一部は亜熱帯気候に属し、北限はアジアではほぼ 1 月の平均気温 10°C の等温線に一致している。ベンガル・デルタにおいてツムギアリの分布を考える上では最終氷期 (LGA) の環境が重要と考えられる。バングラデシュに分布するインド型も東南アジア型も複数のハプロタイプであることから、他所で分化した個体群が侵入してものと思われる。つまり、最終氷期の約 7 万年前から 1 万年前には、ベンガル・デルタはより寒冷な気候で、ツムギアリは分布しておらず、その後の温暖期にインドとミャンマー西岸より南にあったレフュージアで分化した複数のハプロタイプ個体群が北上し、現在のバングラデシュで出会ったものと推察される。

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 13 件: 全て査読有り)

- ① Rahman, Md. Mamunur, Hosoishi, S. and Ogata, K. 2017 Phylogenetic analysis reveals the overlapping distribution of the Indian and Southeast Asian Clades of *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) in Central Bangladesh. *Journal of Faculty of Agriculture, Kyushu University* 62: 479-434 [発行・2017-09-08]
- ② Hosoishi, S. and Ogata, K. 2017 Phylogenetic analysis and systematic position of two new species of the ant genus *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae) from Southeast Asia. *European Journal of Taxonomy* 2017 (370): 1-35. [Nov 24 2017]
- ③ Rahman, Md. Mamunur, Hosoishi, S. and Ogata, K. 2017 Phylogenetic position of the western Bangladesh populations of weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Fabricius) (Hymenoptera, Formicidae) *Sociobiology* 64(4): 437-441 [December 2017] DOI: 10.13102/sociobiology.v64i4.1153
- ④ Rijal Satria, Bui T.V. and Eguchi, K. 2017 New synonymy and redescription of *Anochetus mixtus* Radchenko, 1993, and distinction from the other members of the *Anochetus rugosus* group (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Asian Myrmecology*, 9: 1-15. [DOI: 10.20362/am.009006]
- ⑤ Takano, S.I., Takasu, K., Tavares, M., Gusmao, M. and Amaral, A. C. 2017 Differences in invasiveness between two

- cryptic species of the coconut beetle *Brontispa longissima* in Timor-Leste. *Biological Invasions*. 19 (6): 1839-1851 [Jun 1 2017]
- ⑥ Parent, JP, Takasu, K., Brodeur, J., and Boivin, G. 2017 Time perception-based decision making in a parasitic wasps. *Behavioral Ecology*, 28 (3): 640-6445 [March 2017]
- ⑦ Hosoishi, S., Hashimoto, Y., Park, S.-H., Yamane, Sk. and Ogata, K. 2017. A comparison of ground-dwelling and arboreal ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in lowland forests of Cambodia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 65: 416-425 [Jan 2017].
- ⑧ Hosoishi, S. and Ogata, K. 2016. Discovery of a new *Crematogaster* species with 10-segmented antennae from the Indochina region, with description of the species and its phylogenetic position (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 109 (5): 805–811. doi: 10.1093/aesa/saw047
- ⑨ Hosoishi, S. and Ogata, K. 2016. Systematics and biogeography of the ant genus *Crematogaster* Lund subgenus *Orthocrema* Santschi in Asia (Hymenoptera:Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 176: 547–606.
- ⑩ Eguchi, K., Bui, T.V., Oguri, E. and Sk. Yamane. 2016. The first discovery of the “*Pheidole quadricuspis* group” in the Indo-Chinese Peninsula (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Revue Suisse de Zoologie*. 123:45-55.
- ⑪ Yamada, A. and Eguchi, K. 2016 Description of male genitalia of *Pristomyrmex punctatus* (Smith, 1860) (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *Asian Myrmecology* 8: 1-8.
- ⑫ Eguchi, K., Mizuno, R., Ito, F., Rijal Satria, Dang V.A., Bui, T.V., Phung T.H.L. 2016 First Discovery of subdichthadiigyne in *Yunodorylus Xu, 2000* (Formicidae: Dorylinae). *Revue Suisse de Zoologie* 123 (2): 307-314.
- ⑬ Rijal Satria Sasaki, O., Bui T.V., Oguri, E., Syoji, K., Fisher, B.L., Yamane, Sk., Eguchi, K. 2016 Description of the first Oriental species of the ant genus *Xymmer* (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). *Zootaxa* 4168 (1): 141-150.
- [学会発表] (計 6 件)
- ① Rahman, Md.M., Hosoishi, S., and Ogata, K. 2017. Contact of Indian and SE Asian Types of *Oecophylla smaragdina* in Bengal Delta. 日本昆虫学会第 77 回大会[2017 年 9 月 3 日、愛媛大学、松山市]
- ② Rahman, Md.Mamunur., Hosoishi, S., and Ogata, K. 2016. Phylogeography of weaver ant, *Oecophylla smaragdina* in Bangladesh (Hymenoptera, Formicidae). XXV International Congress of Entomology (28 Sept. 2016, Orland, Florida, USA)
- ③ Rahman, Md.Mamunur, Hosoishi, S., and Ogata, K. 2015. バングラデシュにおけるツムギアリ個体群の分岐年代と分布形成過程. 日本昆虫学会第 76 回大会. [2016 年 3 月 27 日、大阪府立大学、堺市]
- ④ Rahman, Md.Mamunur, Hosoishi, S., and Ogata, K. 2015. Phylogeographic study of weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, in Bangladesh. Network for the Study of Asian Ants (ANet). [24 Oct. 2015, Sri Lanka]
- ⑤ Rahman, Md.Mamunur, Hosoishi, S., and Ogata, K. 2015. バングラデシュにおけるツムギアリ個体群の系統生物地理. 日本昆虫学会第 75 回大会. [2015 年 9 月 17 日、九州大学、福岡市]
- ⑥ Rahman, Md.Mamunur, Hosoishi, S., and Ogata, K. 2014. Phylogeographic hypotheses on weaver ant, *Oecophylla smaragdina*, in Bangladesh. 日本昆虫学会第 74 回大会. [2014 年 9 月 15 日、広島大学、広島市]
- [図書] (計 1 件)
- ① 緒方一夫、細石真吾 2017 社会性の昆虫 平嶋義宏・広渡俊哉編著『教養のための昆虫学』pp. 131-151. 東海大学出版部.
- [産業財産権]
- 出願状況 (計 0 件)
- 取得状況 (計 0 件)
- [その他]
- ホームページ等なし
6. 研究組織
- (1) 研究代表者
緒方 一夫 (OGATA, Kazuo)
九州大学・熱帯農学研究センター・教授
研究者番号：40224092
- (2) 研究分担者
江口 克之 (EGUCHI, Katsuyuki)
首都大学東京・理工学研究科・准教授
研究者番号：30523419
- (3) 研究分担者
高須 啓志 (TAKASU, Keiji)
九州大学・農学研究院・教授
研究者番号：50212006
- (4) 研究分担者
細石 真吾 (HOSOISHI, Shingo)
九州大学・熱帯農学研究センター・助教
研究者番号：80571273