

令和元年6月25日現在

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K18602

研究課題名(和文) 分布域縮小と地熱利用～トカゲにおける第四紀気候変動への二つの応答の検証～

研究課題名(英文) Geographic range contraction and exploitation of geothermal area, two different responses to the Pleistocene climate change by a temperate lizard

研究代表者

岡本 卓 (Okamoto, Taku)

京都大学・理学研究科・助教

研究者番号：80554815

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,300,000円

研究成果の概要(和文)：近畿～東日本に広く分布するヒガシニホントカゲ(トカゲ科，爬虫綱)の地理的変異をDNAマーカーと外部形態に基づいて調べた。その結果，本種は鮮新世に中央高地の隆起によって近畿～中部と東日本の2系統に分岐し，東日本では前期更新世の後半に東北地方と関東甲信越の系統に分岐したあと，後氷期に後者が北方へ分布を拡大し，東北地方に複雑な遺伝的組成の集団が形成されたことが明らかとなった。各季節ごとの各地の標本に基づいて年齢構成と生殖腺の発達状態を調べた結果，左記の遺伝的分化とは無関係に寒冷での繁殖期の遅れが認められた。一方，生態ニッチモデリングによる予備的な解析の結果，系統に応じた生息適地の違いが若干認められた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

東日本は暖温帯から冷温帯に渡る幅広い気候域を含み，第四紀気候変動により各地の気候と植生が著しく変化してきた。この地域に現在広域している陸上脊椎動物には，氷期に分布が南部へ縮小し，後氷期になってから北方の集団が成立したというモデルにあてはまる変異パターンを示すものが多く知られている。一方，ヒガシニホントカゲの北日本の集団は，左記モデルにあてはまる集団とそうでない集団が混在していると考えられ，氷期の寒冷化に対し，南方への分布縮小と寒冷地への耐性獲得という異なる応答を同時に示した可能性がある。よって，本種は外温動物における温度生態の進化を考察するための有力な題材となる可能性があるといえる。

研究成果の概要(英文)：Genetic variation of *Plestiodon finitimus* (Scincidae, Reptilia) was studied based on DNA markers and morphology, and the following historical biogeography was suggested: the lineages of central and northeastern Japan were diverged by uplift of the central highland of Honshu in Pliocene; the northeastern Japan lineage was diverged into the assemblages of Tohoku and Kanto Districts, and the latter assemblage has expanded its geographic range in the postglacial period and formed complicated genetic structure in Tohoku District. A survey on reproductive cycle based on estimation of age composition and gonad cycle in each season clarified geographic variation in reproductive phenology in this species, depending on climate irrespective of genetic lineages. On the other hand, a preliminary analysis by ecological niche modeling implied geographic differentiation in niche preference between diverged genetic groups in northern Japan.

研究分野：系統地理学

キーワード：爬虫類 系統地理学 季節性 寒冷地

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

ヒガシニホントカゲ *Plestiodon finitimus* (トカゲ科, 有鱗目, 爬虫綱) は, 紀伊半島から北海道にかけての東日本全域 (伊豆半島と伊豆諸島を除く) および極東ロシアの日本海沿岸部に分布する地表性のトカゲである。本種は, かつては近縁種ニホントカゲと混同されていたが近年新種として記載された (Okamoto & Hikida, 2012)。本種は, 伊豆半島・伊豆諸島, 近畿以西の西日本, 琉球列島, 台湾, 中国南部の温帯から亜熱帯域に分布する 9 種と単系統群をなすことが明らかにされており, 本種を含めた 10 種はニホントカゲ種群と呼ばれている (Hikida, 1993; Brandley et al., 2012; Kurita et al., 2017)。ヒガシニホントカゲの分布域はこの種群の最北限に位置し, 暖温帯から冷温帯にわたる。本種内の地理的変異を調べた先行研究の結果から, 北日本 (東北地方 ~ 北海道) において遺伝的多様性が低くなる傾向が見られること, 一方で青森県八甲田山の集団が特異な遺伝的・形態的特徴を持つことが示唆されている (Okamoto & Hikida, 2009, 2012)。

一般的に, 高緯度地域において遺伝的多様性が低くなる変異は, 最終氷期に低緯度地域へ分布域縮小したあとの後氷期の分布拡大の痕跡と解釈され, 日本列島に広域分布する陸上脊椎動物にも, しばしば北日本で遺伝的多様性が小さくなるパターンが見られる。一方, 本種においては部分的にその類型にあてはまるものの, 本州北端付近 (八甲田山) 特有の系統が見られる点, それ以外の系統が東北地方中南部と北海道の隔離分布の可能性のある点で特異である。これは, 第四紀気候変動に対する応答が地域集団ごとに異なるなどの要因により, 北日本において集団サイズや分布域が複雑に変動してきた可能性を示唆している。

2. 研究の目的

(1) 東日本全域の遺伝的・形態的変異を明らかにし, その結果に基づいて本種の分布域の歴史の変動を推定し, 第四紀気候変動との関連を考察することを目的とした。

(2) 活動の季節性・季節に依存した繁殖生態の地域集団間の比較と生態ニッチモデリングに基づき, 気候に対する応答の地理的変異を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 使用した標本: 東北地方と北海道で重点的な標本採集を行い, 既存の標本と合わせて, 日本列島内のヒガシニホントカゲの分布域ほぼ全体 (紀伊半島 ~ 北海道) にわたる 113 地点から採集された 570 個体の標本を用意した。

(2) DNA 解析による地理的変異の検討: 上記標本のうち 109 地点の 250 個体について, 以下のデータを収集した: ミトコンドリア DNA (cytochrome *b*) の塩基配列 910bps, 核遺伝子 (*c-mos*) の塩基配列 505bps, 核遺伝子 (リボソーム遺伝子スパーサー, ITS-1) 約 900bps の制限断片長多型 (RFLP)。ミトコンドリア DNA 塩基配列に基づき, 分子系統解析と年代推定を行った *c-mos* と ITS-1 については, 地域ごとの遺伝子型分布を調べた。

(3) 形態形質解析による地理的変異の検討: 74 地点 284 個体の標本を用い, 計量形質 (頭胴長, 頭長, 頭幅, 頭高など) のデータを収集した。また, 102 地点 540 個体の標本を用い, 鱗の計量形質 (体鱗列数) といくつかの質的形質のデータを収集した。DNA 解析の結果と地域ごとの気候に基づいて, 北海道 / 東北北部 / 関東甲信越 / 中部地方 + 紀伊半島の 4 地域群をユニットとして, 形態形質の変異を比較した。計量形質については, 各地域群の幼体・成体オス・成体メスそれぞれについて各部の相対成長を共分散分析により解析するとともに, 判別分析により地域間の違いを調べた。計量形質と質的形質については, 各形質状態の出現頻度の地理的変異を検討した。

(4) 季節性・繁殖生態の地理的変異の検討: 75 地点 394 個体の標本を用い, 形態形質と同じ地域群 (北海道 / 東北地方北部 / 関東甲信越 / 中部地方 + 紀伊半島) をユニットとし, 以下の項目を調べた: 季節ごとの年齢構成 (頭胴長のコホート解析により推定), オス成体の左精巢の相対サイズ (頭胴長により標準化して評価)。

(5) 生態ニッチモデリングによる生息適地の集団的変異の検討: 正確な位置のわかっている 83 の本種の分布地点情報, 気候・地形・土地利用の GIS データに基づく MaxEnt 法による生態ニッチモデリングを, 遺伝的・形態的変異に基づいて区分した 2 地域群 (東北北部集団, 北海道 + 東北部 + 関東甲信越集団) に対して行い, 地理的分布に影響する要因の地域群間の違いを検討した。

4. 研究成果

(1) DNA と形態の地理的変異から推定される歴史生物地理: ミトコンドリア DNA と ITS-1 の変異から中部地方～紀伊半島と関東甲信越～北日本の 2 系統間の明瞭な分化が認められ、両者の二次的接触により形成された中間的な集団が静岡県～愛知県にかけて確認された(以上は Okamoto & Hikida, 2009 と同様の結果)。計量形質においても、これら 2 系統間に差異が認められた。関東甲信越～北日本の系統内では、ミトコンドリア DNA において東北地方北部と、関東～東北南部+北海道の 2 系統への明瞭な分岐が認められた。後者において、東北地方南部と北海道において著しく遺伝的多様度が小さくなっていた。核遺伝子 2 座の変異では、東北地方北部に固有の型は認められなかったが、東北～北海道で多様度が小さくなる点でミトコンドリア DNA と一致していた。東北地方北部と他地域の集団間で鱗の形質に異なる傾向が見られた。東北地方北部に見られる鱗の特徴は先行研究 (Okamoto & Hikida, 2012) で青森県八甲田山型とされていたものと一致し、これがより広域に分布することが明らかになった。一方、東北地方におけるミトコンドリア DNA と形態形質の地理的変異パターンは完全には一致せず、東北地方の太平洋岸の集団は、東北北部型のミトコンドリア DNA と他地域型の形態形質を持ち、全体として東北北部では東西方向の連続的な遺伝的変異があると考えられる。

以上の変異パターンと年代推定の結果から、本種の種内変異は以下のような歴史により形成されたと考えられる: [1] 飛騨山脈・木曾山脈の隆起により、鮮新世に中部地方～紀伊半島と関東甲信越～東北地方の 2 系統に分化。これらは数万年前ごろに二次的接触し、静岡～愛知に中間的集団を形成; [2] 東北地方南部付近の火山活動や第四紀気候変動により、前期更新世に東北地方北部と関東甲信越の 2 系統に分化; [3] 後氷期に関東甲信越の集団が東北地方～北海道に進入し、この時に東北地方北部の集団との間で遺伝的交流が生じ、東北地方太平洋岸に中間的集団を形成。

(2) 季節性・繁殖成体の地理的変異: 中部地方～紀伊半島と関東甲信越では、繁殖期である 4～5 月に前年孵化した幼体と成体オスが多数出現し、夏季にその年の孵化幼体が出現するとともに秋季にかけて成体メスも多数出現し、10 月下旬ごろに出現しなくなる(冬眠する)明瞭な傾向が認められた。また、雌雄とも概ね 2 回越冬した後の春季に性成熟して繁殖開始し、成体オスの精巢は 4 月に膨張しており、5～6 月にかけて縮小し、8 月～秋季に再び膨張することが明らかになった。このパターンは、既に明らかになっている近縁種ニホントカゲ *P. japonicus* とほぼ同じである (Hikida, 1981)。一方、北海道と東北地方北部では、冬眠期間が長く春季の出現開始は 5 月中旬(豪雪地域では 6 月上旬)ごろになり 10 月上旬にはほとんど出現しなくなる、繁殖開始が 3 回越冬後に遅れる、成体オス精巢の春季の縮小が 1 ヶ月程度遅くなるが縮小の程度は小さい、という特徴が認められた。これらは、いずれも寒冷な気候に対応した変異と解釈できる。上記の歴史生物地理解析により、東北地方北部集団は数十万年に渡ってこの地域に生息してきたと推定される一方、北海道集団は後氷期(最近 1 万年程度)に成立したと推定される。これらの起源の異なる集団間において繁殖生態が類似することからも寒冷な気候に対応した変異である可能性が強く支持され、これらの繁殖生態の特徴が短期間で並行的に獲得されうる形質、もしくは可塑性の高い形質であることが示唆される。

(3) 生態ニッチモデリングによる生息適地の集団間変異: 遺伝的分化が認められた東北地方北部集団と北海道+東北南部+関東甲信越集団の間で、主に春季の気温と降水量、日射量、標高の影響に差異が認められた。これらのパラメタの影響は、後者の分布データを高緯度地域(北緯 37 度以上)に限定した追加解析でもほぼ同じ傾向が見られたことから、単に高緯度地域における可塑的な変化を反映した差異ではなく、遺伝的系統間で選好ニッチにある程度の差異があることが示唆される。

(4) 総合考察: 以上の結果から、本種の北日本集団には数十万年にわたり東北地方に生息し続けている東北地方北部固有集団と、後氷期に成立した関東甲信越由来集団の 2 系統が分布し、遺伝的交流はあるがある程度の差異が維持されていると考えられる。これら 2 系統で寒冷地に対応した季節的な活動性・繁殖生態が並行的に獲得されたと考えられる一方、選好ニッチに差異があり、それによって第四紀気候変動に異なる応答を示したと推測される。

ヒガシニホントカゲは、暖温帯性の爬虫類が冷温帯に侵入し、寒冷気候に対する応答に集団間変異を示す事例といえる。よって、本種は爬虫類の寒冷地における温度生態の進化を研究するための好適なモデル系といえるものであり、今後の研究によりさらに興味深い知見が得られると期待される。

引用文献

- Brandley M. C., Ota H., Hikida T., Nieto Montes de Oca A., Feriá-Ortiz M., Guo X., Wang Y. 2012. The phylogenetic systematics of blue-tailed skinks (*Plestiodon*) and the family Scincidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165: 163–189
- Hikida T. 1981. Reproduction of the Japanese skink (*Eumeces latiscutatus*) in Kyoto. *Zoological Magazine*, 90: 85–92
- Hikida T. 1993. Phylogenetic relationships of the skinks of the genus *Eumeces* (Scincidae: Reptilia) from East Asia. *Japanese Journal of Herpetology*, 15: 1–21

- Kurita K, Ota H, & Hikida T 2017. A new species of *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) from the Senkaku Group, Ryukyu Archipelago, Japan. *Zootaxa*, 4254(5), 520–536
- Okamoto T., Hikida T. 2009. Three genetic lineages of the Japanese skink *Plestiodon japonicus* (Scincidae, Squamata) and the genetic composition of their contact zones. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47: 181–188
- Okamoto T., Hikida T. 2012. A new cryptic species allied to *Plestiodon japonicus* (Peters, 1864) (Squamata: Scincidae) from eastern Japan, and diagnoses of the new species and two parapatric congeners based on morphology and DNA barcode. *Zootaxa*, 3436: 1–23

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 0件)

〔学会発表〕(計 7件)

岡本 卓, 鈴木 大, 徳田龍弘, 栗山武夫. 2018. ヒガシニホントカゲ(トカゲ科, 爬虫綱)の繁殖生態の地理的変異(予報) 日本爬虫両棲類学会 第57回大会. 2018年11月24–25日, 麻布大学, 神奈川県相模原市 (発表番号 O73)

岡本 卓, 山川真徳. 2017. ヒガシニホントカゲの外部形態の地理的変異. 日本爬虫両棲類学会 第56回大会. 2017年11月25–26日, 熊本大学, 熊本県熊本市 (発表番号 A-31)

塚本誠太, 岡本 卓, 本川雅治, 黒尾正樹. 2017. 遺伝的・形態的に分化したヒガシニホントカゲ2群間における生息適地の比較. 日本爬虫両棲類学会 第56回大会. 2017年11月25–26日, 熊本大学, 熊本県熊本市 (発表番号 B-05)

Okamoto T & Hikida T. 2017. Comparative phylogeography of three species of *Plestiodon* (Scincidae, Squamata) occurring in the Japanese Islands. JSPS Core-to-Core Program The 7th International Symposium on Asian Vertebrate Species Diversity. 5–7 December 2017, University of Yangon, Yangon, Myanmar. (発表番号 O-01)

Tsukamoto S, Kuro-o M, & Okamoto T. 2016. Genetic and morphological variations of *Plestiodon finitimus* in northern Japan. 24–28 October 2016, JSPS Core-to-Core Program The 6th International Symposium on Asian Vertebrate Species Diversity. LIPI, Bogor, Indonesia. (発表番号 OH-13)

塚本誠太, 黒尾正樹, 岡本 卓, 本川雅治. 2016. 北日本におけるヒガシニホントカゲの遺伝的・形態的変異について. 日本爬虫両棲類学会 第55回大会. 2016年11月26–27日, 琉球大学, 沖縄県西原町 (発表番号 A-21)

Okamoto T, Kuriyama T, & Hikida T. 2016. Genetic variation and historical biogeography of *Plestiodon finitimus* (Scincidae, Squamata) in northern part of the Japanese main islands. The 8th World Congress of Herpetology. 15–21 August 2016, Hanzhou, China. (発表番号 ID327)

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：

国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6．研究組織

(1)研究分担者

研究分担者氏名：

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：

研究者番号（8桁）：

(2)研究協力者

研究協力者氏名：徳田龍弘，栗山武夫

ローマ字氏名：Tatsuhiko Tokuda, Takeo Kuriyama

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。

