

平成 22 年 3 月 31 日現在

研究種目：基盤研究（C）
 研究期間：2006～2008
 課題番号：18570090
 研究課題名（和文） 琉球列島で繁殖するエラブウミヘビ属（爬虫綱，コブラ科）に関する個体群分類学的研究
 研究課題名（英文） Population systematics of species of the genus *Laticauda* (Reptilia: Elapidae) breeding in the Ryukyu Archipelago, Japan
 研究代表者
 太田 英利 (HIDETOSHI OTA)
 琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授
 研究者番号：10201972

研究成果の概要： 琉球列島で繁殖が記録されているコブラ科エラブウミヘビ属の2種、すなわちエラブウミヘビとヒロオウミヘビについて、(1) 列島内繁殖地間での交流や隔離・分化の程度を明らかにした。また今回、国内ではじめて繁殖が確認されたアオマダラウミヘビを加えた同属3種を対象に、(2) 繁殖、(3) 食性、(4) 捕食者に関する生態的データも収集し、個体群分類や多様性の理解、保全に資するべく、各種の地域差や種間関係の視点からとりまとめた。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	1,000,000	0	1,000,000
2007 年度	900,000	270,000	1,170,000
2008 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	2,900,000	570,000	3,470,000

研究分野：系統分類学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：個体群分類、亜熱帯、琉球列島、繁殖生態、食性、隔離、遺伝子流動

1. 研究開始当初の背景

エラブウミヘビ属は海生のコブラ科の一群で、同科の他のウミヘビ類（胎生で海中で出産する）と異なり卵生で、繁殖期に雌が海岸の洞窟内などに上陸し、主として岩の隙間に産卵することが知られていた。琉球列島は本属の分布の最北限となっており、その近海からはエラブウミヘビ、ヒロオウミヘビ、アオマダラウミヘビの3種が報告されていた。

このうち前2種については、八重山諸島（西表島、石垣島）、宮古諸島（池間島、宮古島）、沖縄諸島（久高島）、奄美諸島（与論島）、トカラ諸島（宝島、小宝島）、大隅諸島（口永

良部島、硫黄島）など琉球列島のほぼ全域で上陸・産卵があるとされるが、場所によってその時期や規模に大きな差異のあることが示唆されており、これら産卵地間での個体の移動（すなわち遺伝子流動）の有無や程度をはじめ、詳細に関する科学的知見・データは著しく乏しい。その一方で、アオマダラウミヘビについては一度、石垣島で海外での観察例から考えて孵化直後と思われる体サイズの幼体の捕獲例があるものの、それ以外には国内で繁殖を示唆する知見は一切なく、特に南琉球で比較的頻繁に観察される個体の出所については長く憶測の域を出ていない。

さらにこれも海外、とりわけニューカレドニアを中心としたポリネシアでの研究から、エラブウミヘビ属の種にはしばしばウナギ型魚種への食性の特殊化や、同所的個体群間での餌資源の分割などがあるとされていたが、いずれの種においても琉球列島近海の個体群における知見は一例報告的なもの以外にほとんどなく、そのため食性における特殊化や種間での餌資源分割の有無についても全く検討されたことがなかった。

このように繁殖地間での移動や生態一般に関する知見がない一方で、琉球列島近海のエラブウミヘビ属、なかでもエラブウミヘビはしばしば、燻製や皮革製品の原料として利用される。特に燻製の材料とすることを目的とした比較的多数個体のコンスタントな漁獲は、産卵のために上陸してきた繁殖雌を主要な対象として集中的に行われる。そのため個体群サイズへの影響が懸念されるが、実際、特に近年では漁獲数に関する継続的なデータ収集もなされておらず、資源管理の視点からも、各個体群における個体数の増減や各繁殖地間での個体の移動（たとえばメタ個体構造の有無や程度）の把握は急務となっていた。

2. 研究の目的

上記のような背景を念頭に本研究では、エラブウミヘビ属各種について以下の側面を明らかにすることを目的とした。

(1) 琉球列島の各繁殖地間での個体、とりわけ繁殖の上で重要な役割を果たす一方で（特にエラブウミヘビの場合）漁獲においても重要な対象となり影響を受けやすい成体雌の移動とそれに伴う遺伝子流動について、それぞれの有無や有る場合にはその程度について明らかにする。

(2) 琉球列島全域に産卵場所が点在するエラブウミヘビとヒロオウミヘビについては、上陸・産卵が見られる時期や、各産卵雌における一腹卵数、個々の卵のサイズや形状、孵卵に要する日数、といったパラメータとその場所間での変異も明らかにする。一方、八重山諸島や宮古諸島で頻繁に目撃されるアオマダラウミヘビに関しては国内での繁殖の有無について確認し、実際の繁殖場所が確認された場合は、上陸してくる個体についてエラブウミヘビやヒロオウミヘビの場合と同様、繁殖パラメータも明らかにする。

(3) エラブウミヘビ属3種の琉球列島近海における食性を明らかにするとともに、種間における餌項目の重複の定量化を通して各種間における競争や資源分割の有無についても明らかにする。

(4) この他、琉球列島周辺のエラブウミヘビ属各種における遺伝的多様性や地域間での分化、個体群分類、成体の解明に関係するデータについて収集し、適宜まとめて公表す

ることにより、自身や同じ研究分野の他の研究者、さらには各種・各地の個体群の保全、持続的利用に取り組む研究者にも最大限に利用できる形で情報発信を行う。

3. 研究の方法

(1) については、おもにミトコンドリアDNAのチトクロームb領域における配列変異を指標に繁殖地間での差異を検討した。対象は琉球列島のほぼ全域にわたる7つの繁殖場（小宝島、与論島、宮古島、池間島、多良間島、石垣島、西表島）やその周辺で捕獲されたエラブウミヘビとヒロオウミヘビで、PCR法によって配列データを求め、さらにそれを近隣結合法、最節約法、最尤法によって解析し、繁殖集団間での遺伝的關係を求めた。さらにアオマダラウミヘビについても南琉球より得られたサンプルを資料として配列決定を行い、国際オープンアクセスデータベース（Gene Bank）登録データにもとづいて国外産個体と比較・検討した。

(2) については野外調査中に発見された妊娠メスについて可能な限り捕獲して持ち帰り、飼育施設で短期間飼育することにより産卵させた。さらに得られた卵を好適な条件下で孵卵することにより孵化させ、一腹卵数や卵サイズ、孵卵期間、孵化幼体の体サイズ等に関するデータを収集した。また雌親の体サイズに関するデータも合わせて収集し、一腹卵数や一腹卵の総重量などとの関係について解析を加えた。

(3) については調査地で遭遇したエラブウミヘビ属各個体について捕獲し、まず体サイズを測定するとともに性別を判定した。その上で腹部を触診することで、まず胃内容物の有無を確認した。胃内容物のある個体については強制嘔吐法により、それを吐き出させて固定し、餌動物の種の同定を行うとともに大きさの測定や、吐き出された際の方向や消化の進み方にもとづくのみこまれた際の体の向きについても推定し、記録した。

(4) については各調査値において、おもに漁業従事者や水産関係の研究者から聞き込み等による情報の提供を受けた。特に石垣島にある水産庁の西海区研八重山支所の研究者からは聞き込みの際、この地域で毎年行われているサメの駆除事業で得られたサメの胃内容物のうち、ウミヘビと思われるものが含まれるサンプルの提供を受けた。

4. 研究成果

(1) まず琉球列島のほぼ全域にわたる7つの繁殖場（小宝島、与論島、宮古島、池間島、多良間島、石垣島、西表島）やその周辺で捕獲されたサンプルを対象に、チトクロームbの計1,114 bpについて解析することのでき

たエラブウミヘビでは、全体で5つのハプロタイプが認識された、全塩基中で塩基置換が見られたのはのべ8サイト（サンプル間での配列変異は0.8%未満）と少なかった。ただしこれらのハプロタイプは小宝島、与論島、南琉球（宮古島、池間島、多良間島、石垣島、西表島）の間では共通しておらず、これら3地域の間で少なくとも雌の移動が乏しいことが強く示唆された（図1）。なお石垣島で得られたハプロタイプのうちの1つは琉球列島に見られた他のハプロタイプ全体から比較的大きな距離を示した。これは、過去に地理的な隔離によって分化したものが外部から二次的に侵入した可能性を示唆している。

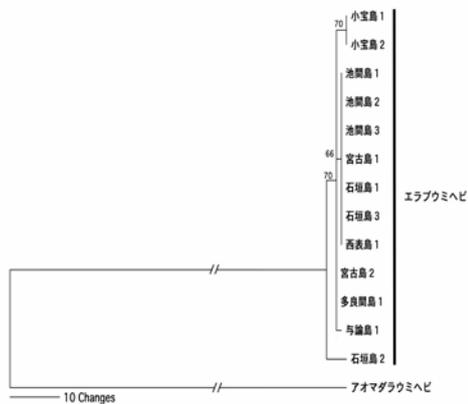


図1 近隣結合法および最節約法による系統樹。※線上の数字はブートストラップ値を示し、50%以上のものを表記した。

一方、技術的な問題からヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビでは、配列の決定はミトコンドリアのチトクローム遺伝子のうち371bp分にとどまった。このうちヒロオウミヘビでは、エラブウミヘビの場合とほぼ同様の変異レベルであったが（標本間で配列決定したうちの約0.8%以下）、エラブウミヘビの場合と違ってハプロタイプの地理的分布に明瞭な地理的パターンは認められなかった。このことはヒロオウミヘビの少なくとも雌では、エラブウミヘビの場合に比べ産卵場の間での移動があることを示唆している。

アオマダラウミヘビについては今回配列を決定できた宮古諸島（池間島）と八重山諸島（黒島、西表島）の全サンプル間で、変異の程度は0.3%未満と上述のエラブウミヘビやヒロオウミヘビの場合よりさらに低かった。しかしその一方、Gene Bankよりダウンロードして比較したインドネシア産のサンプルとの間では、差異は調べられた全配列の5%前後に達した。このことは広域に分布す

る本種において地域個体群間で「少なからず分化が生じていることを強く示唆しており、今後、その分布範囲全体から得られるサンプルにもとづいてさらに個体群分類学的、系統地理学的、集団遺伝学的な研究を進めていくことの必要性を示している。

(2) 繁殖に関する調査では、妊娠雌としてヒロオウミヘビ8個体、アオマダラウミヘビ7個体が捕獲された。このうちアオマダラウミヘビの妊娠個体は、西表島と池間島で上陸が確認されたが、これは本種の国内での繁殖を示す初めての直接的な記録である。上記ヒロオウミヘビ、アオマダラウミヘビ妊娠雌のうち、それぞれ7個体と全8個体が飼育下で産卵した。産卵日はヒロオウミヘビで8月27日から9月17日、アオマダラウミヘビで7月29日から9月6日であった。クラッチサイズはヒロオウミヘビで1-6（平均3.6）個、アオマダラウミヘビでは3-13（平均6.6）個であった。卵重、卵の短径、卵の長径はヒロオウミヘビでそれぞれ15.3-35.1（平均21.9）g、18.5-25.9（平均22.5）mm、46.8-94.1（平均68.7）mm、アオマダラウミヘビでそれぞれ、18.4-42.9（平均30.6）g、23.9-32.2（平均27.7）mm、50.2-88.9（平均65.5）mmであった。産卵したメスの頭胴長とクラッチサイズの関係、産卵したメスの頭胴長と卵の総重量の関係について調べたところ、アオマダラウミヘビではメスの頭胴長とクラッチサイズあるいは総重量との間にはどちらも有意な正の相関を示した（ $R^2 = 0.682$, $p = 0.046$: Speaman の順位相関係数に基づく検定; $R^2 = 0.841$, $p = 0.004$: Pearson の相関係数）。一方ヒロオウミヘビではメスの頭胴長とクラッチサイズおよび総重量との間の相関は、有意水準を5%とするとどちらもややそれを上回ったが、周縁のP値を示し（ $R^2 = 0.467$, $p = 0.077$: Speaman の順位相関係数に基づく検定; $R^2 = 0.771$, $p = 0.070$: Pearson の相関係数）どちらも相関関係があることがうかがえた。メスの体重に対する総卵重量（相対クラッチ重量）は、ヒロオウミヘビで0.22-0.28（平均0.28; 標準誤差0.03）、アオマダラウミヘビで0.23-0.35（平均0.27; 標準誤差0.05）であった。卵形指数（長径 / 短径）は、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビの双方においてクラッチ内ではあまり変異が無かったが、クラッチ間では大きな変異がみられた。特にアオマダラウミヘビではクラッチ間での変異が著しく、クラッチサイズが多いほど卵形指数が小さくなる（すなわち卵がより丸く

なる) 傾向を示した ($R^2 = 0.682$, $P = 0.002$: Spearman の順位相関係に基づく検定)。

得られた卵のうちヒロオウミヘビでは5クラッチの卵が全て孵化し、残りの2クラッチは全て孵化しなかった。その結果、合計19個体の孵化幼体が得られた。アオマダラウミヘビでは1つも孵化に至らなかったクラッチが4つあったが、残り3クラッチの一部(1/3卵, 6/8卵, 4/6卵)が孵化し、合計11個体の孵化幼体が得られた。孵化日はヒロオウミヘビで2月28日から4月1日の間で、同一クラッチの卵はいずれも7日間以内に孵化した。孵卵期間は181-202(平均190.8)日間であった。一方、アオマダラウミヘビの孵化は1月11日から3月14日の間に起こり、同一クラッチの卵はいずれも8日間以内に孵化した。孵卵期間はヒロオウミヘビよりもややばらつきが大きく、159-192(平均168.8)日間であった。各クラッチから得られた孵化幼体の頭胴長はヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビでそれぞれ262-384(平均354.9)mmと303-337(平均324.5)mm、体重は12.4-23.3(平均18.6)gと10.1-19.4(平均15.3)gであった。また、孵化幼体の体重は、ヒロオウミヘビでは卵重と高い相関を示したがアオマダラウミヘビでは卵重との間に相関は見られなかった(ヒロオウミヘビ, $P < 0.001$; アオマダラウミヘビ, $P = 0.971$: Pearson の相関係数検定)。

今回の結果は、両広域分布種の分布最北限域における繁殖データを初めて示しており、各繁殖パラメーターへの季節的気候の影響が示されている点で、とりわけ興味深い。実際、この内容がかいつまんで報告された第6回世界爬虫両生類学会議(於: マナウス)では、この分野の世界的オーソリティーたちから多く質問が出され、活発な議論が展開された。

(3) 食性に関する調査では、エラブウミヘビ101個体、ヒロオウミヘビ145個体、アオマダラウミヘビ39個体が捕獲された。このうち、触診によって胃内容物を持っていることが確認されたのはエラブウミヘビ21個体(21%)、ヒロオウミヘビ63個体(44%)、アオマダラウミヘビ21個体(53%)であり、強制嘔吐法により、これら全ての個体から1つ以上の胃内容物が得られた。胃内容物はすべて魚類で、その総数はエラブウミヘビで40、ヒロオウミヘビで64、アオマダラウミヘビで24であった。これら128の胃内容物のうち、ヒロオウミヘビから得られた3点は著しく消化が進んでいたため魚類であること以上の同定ができず、続く解析からは除外した。残り125の胃内容物を種あるいは属または科のレベルまで同定

した結果、その内訳は未記載種であることがほぼ確実なウツボ科Gymnothorax 属の1種とウミヘビ科の1種を含む、少なくとも11科16属31種におよんだ。それらの魚類をウミヘビの種別にみると、エラブウミヘビから得られた胃内容物は8科8属10種で、そのうち最も優占していたのはハゼ科の25%、次いでズメダイ科の22%、ベラ科・トラギス科のそれぞれ15%と続き、残りはオオメワラスボ科やアゴアマダイ科などであった。これを魚類の体型に基づく分類にあてはめると、ハゼ型(第4体型, GOBY-LIKE: 58%)とアイゴ型(第6体型, RABBITFISH-LIKE: 37%)が多くを占め、他の多くのウミヘビ類が好むとされるウナギ型は全く含まれていなかった。一方、ヒロオウミヘビから得られた胃内容物は4科6属14種で、最も優占していたのはアナゴ科の61%、続いてウツボ科の26%、ウミヘビ科の11%、ベラ科の2%で、ウナギ型魚類(第1体型, EEL)が全体の98%を占めた。残る2%はアイゴ型に区分されるベラ科のコガシラベラ *Thalassoma amblycephalum* の1例であった。アオマダラウミヘビから得られた胃内容物は2科5属13種で、ウツボ科が83%を占め、残りがアナゴ科であった。すなわちVoris and Voris (1983)の区分では、アオマダラウミヘビの胃内容物の全てがウナギ型であった。これらのデータを基に、ウミヘビ3種の餌について相対ニッチ幅をみてみると、科による区分ではエラブウミヘビで0.67、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビでともに0.38であった。また、魚種の体型による区分では、エラブウミヘビで0.51、ヒロオウミヘビで0.03、アオマダラウミヘビで0であった。エラブウミヘビ属3種の胃内容物構成について、魚類の科のレベルで種間の重なりをみてみると、エラブウミヘビの胃内容物はアオマダラウミヘビとは全く重複がなく、ヒロオウミヘビとの間でもベラ科の1例が重複しただけであった。一方、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビの間にはある程度の重複があり、ウツボ科とアナゴ科をともに利用していたものの、ウミヘビ科魚類はヒロオウミヘビからのみ得られた。また、重複のあったウツボ科とアナゴ科についてもその利用頻度は大きく異なっており、アオマダラウミヘビは前者を、ヒロオウミヘビは後者を高頻度で利用していた。なお、ヒロオウミヘビによるウツボ科の利用頻度には地域差がみられ、西表島よりも小宝島で高かった。餌魚類を科のカテゴリーで区分し、エラブウミヘビ属3種間の餌の類似度指数を算出した結果、エラブウミヘビとアオマダラウミヘビの間は0、エラブウミヘビとヒロオウミヘ

ビとの間は0.008, アオマダラウミヘビとヒロオウミヘビの間は0.338であった。餌魚類を種のカテゴリーまで落とし、西表島の同所的な集団から得られたデータを基に、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビの食性パターンをより詳しく比較したところ、食性幅や、体サイズに伴う餌魚種の変化の様式に違いが見られた。すなわちヒロオウミヘビからは12種が得られ、種数としてはウツボ科が多かったが、頻度としてはキリアナゴ *Conger cinereus* に集中しており、この1種で全体の餌総数の60% (32/53) を占めた。一方、アオマダラウミヘビからは13種が得られ、種数では前者とさほど違いは無かったが、特に優占的に捕食される魚種が無い点が異なっていた。相対ニッチ幅指数でみてもこの違いは明らかで、ヒロオウミヘビでは0.146と低く、アオマダラウミヘビでは0.744と高かった。

ウミヘビの体サイズ別に餌魚種をみると、ヒロオウミヘビは小型個体から大型個体までキリアナゴを利用していた。キリアナゴ以外の魚種では、キカイウツボ属 *Uropeterygius* の種が頭胴長547 mm以下の小型個体にのみ捕食されていた。アオマダラウミヘビではサイズによって利用している種が異なる傾向があり、ミナミウツボ *Gymnothorax chilopilus* とシンジュウツボ *G. margaritopholus* は頭胴長800 mm以下の個体からのみ、ゼブラウツボ *Gymnomuraena zebra* やシマアラシウツボ *Echidina polyzona*, キリアナゴは頭胴長800 mmを超える大型の個体からのみ検出された。このような体サイズの問題を除けば、両種とも、今回のデータからは胃内容物の性差は見出すことができなかった。次に、ウミヘビの頭幅と餌の最大幅との関係を見ると、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビの双方において、両変数の間に正の相関があり、大型のウミヘビほど大きな餌を採っているという関係がみられた (Pearson の相関係数に基づく検定: 両者とも $P < 0.005$)。また、その相関はアオマダラウミヘビで有意に高かった

($R^2 = 0.894$, $P = 0.0004$, Pearson の相関係数に基づく検定)。胃内容物が呑み込まれた方向について、エラブウミヘビのものは全て頭部から呑まれていた ($N = 40$)。また、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビでは、それぞれ85% (52/61) と83% (20/24) が頭部から呑まれていた。このうち後の2者の値はともに1:1からは有意にずれており、どちらも積極的に餌を頭部から呑んでいるといえる (二項検定: 両種とも $P < 0.001$)。なお、比較的標本数が多いヒロオウミヘビのデータを使って、頭から呑まれていた餌 ($N = 23$) と尾から呑

まれていた餌 ($N = 5$) の間で、相対的な餌の最大幅 (餌の最大幅 / ウミヘビの最大頭幅) に違いがないか検討したが、両変数の間に特に関係性は見いだせなかった (U 検定: $P = 0.952$)。

このように琉球列島産のエラブウミヘビ属3種の胃内容物を調べた結果、エラブウミヘビは主にハゼ科、スズメダイ科などの鰭に棘がある魚類を、ヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビはウツボ科やアナゴ科、ウミヘビ科などのウナギ型魚類を捕食していることが示された。このうち餌の内訳が一見類似するヒロオウミヘビとアオマダラウミヘビの間でも、同所的集団の間で少なくともある程度、餌資源の分割を行っていることが強く示唆された。

なお種内における食性の地域差については、今回、南琉球以外のエリアから得られた胃内容物データが極端に少なかったため十分に検討することができなかった。この点についてが今後さらに資料を蓄積し、再度、詳しく検討する必要があるであろう。

(4) 提供を受けたサメ類の胃内容物を詳細に分析した結果、少なくとも八重山近海ではイタチザメが、エラブウミヘビ属を含むウミヘビ類の主要な捕食者であること、その一方でイタチザメと同様に個体数が多く捕食性が高いと思われるメジロザメ類が、にもかかわらずウミヘビ類をまったく捕食していないことが明らかになった (Masugaga et al., 2008: 下記、雑誌論文の項参照)。

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)

Masunaga, G., T. Kosuge, N. Asai, and H. Ota. 2008. Shark predation of sea snakes (Reptilia: Elapidae) in the shallow waters around the Yaeyama Islands of the southern Ryukyus, Japan. *Marine and Freshwater Biodiversity* 1(e96): 1-4.

[学会発表] (計2件)

田原義太慶・増永元・太田英利. 琉球列島におけるエラブウミヘビ属 (爬虫綱: コブラ科) の遺伝的変異: ミトコンドリア DNA の塩基配列を指標として. 日本爬虫両棲類学会. 2007年11月18日, 沖縄.

Tahara, Y., G. Masunaga, and H. Ota. Parameters of fecundity in two broadly distributed sea kraits of the genus

Laticauda (Elapidae: Squamata) in the Ryukyu Archipelago, Japan. The Sixth World Congress of Herpetology. 21 August 2008, Manaus (Brazil)

〔図書〕(計2件)

太田英利・高橋亮雄. 2008. 謎にみちた宮古の動物相. 25-45 頁. 宮古の自然・文化研究協会 (編), 宮古の自然と文化-2. ボーダーインク社, 那覇.

太田英利. 2009. 亜熱帯沖縄の冬の寒さと動物たち. 140-156 頁. 山里勝己・平啓介・宮城隼人・牛窪潔 (編), やわらかい南の学と思想・2. 融解する境界. 沖縄タイムス社, 那覇.

〔産業財産権〕

○出願状況 (計 0 件)

なし

○取得状況 (計 0 件)

なし

〔その他〕

なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

太田 英利 (HIDETOSHI OTA)
琉球大学・熱帯生物圏研究センター・教授
研究者番号: 10201972

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

戸田 守 (MAMORU TODA)
京都大学・大学院・理学研究科・助教
研究者番号: 40378534