

機関番号：17102

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2008～2010

課題番号：20770069

研究課題名（和文） トカラ列島におけるクワガタムシ科甲虫相の形成史に関する研究

研究課題名（英文） Study on evolution of the stag beetle fauna in the Tokara Islands

研究代表者

細谷 忠嗣 (HOSOYA TADATSUGU)

九州大学・大学院比較社会文化研究院・助教

研究者番号：90467944

研究成果の概要(和文)：

火山島であり周辺地域と陸続きになっていないと考えられるトカラ列島における甲虫相の形成史を明らかにするために、分布パターンの異なるクワガタムシ科甲虫について分子集団遺伝学および比較形態学的解析を行い、またコガネムシ上科甲虫の分布パターンも調査・比較することにより、トカラ列島への侵入経路、侵入時期および侵入回数を明らかにし、火山島における甲虫相の形成に与える地史や海流の影響を明らかにした。

研究成果の概要(英文)：

The Tokara Islands are volcanic islands, and are not joined with Kyushu and Amami Islands. In this study, I performed of the molecular population genetics and comparison morphological analysis of the family Lucanidae showing three distribution patterns. As a result, I discussed the invasion course, invasion time and the number of invasion to the Tokara Islands, and discussed the factor of the invasion events in the volcanic island.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2009年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2010年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,100,000	930,000	4,030,000

研究分野:生物地理学

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:クワガタムシ科, トカラ列島, 生物地理学, 遺伝的多様性, 分散, 甲虫相

1. 研究開始当初の背景

トカラ列島の各島嶼は、新生代第四紀の中期更新世からの火山活動によって形成された火山島であり、島の形成以降、北部の九州・大隅諸島、および南部の奄美諸島と陸続きになっていないと考えられている。そのため、トカラ列島に分布する生物は、飛翔による飛来や海流に流された漂流物に乗ってくる漂流分散などの何らか

の海を越える分散により侵入してきたものと考えられる。今回対象とするクワガタムシ科甲虫は、トカラ列島に6種が分布しているが、その分布パターンには相違が見られる。まず、九州には分布せず奄美諸島以南に分布する種が1種(リュウキュウノコギリクワガタ)、逆に奄美諸島以南に分布せず九州・大隅諸島に分布する種が1種(コクワガタ)、両地域に分布する種が4種(ヒラタ

クワガタ, ネブトクワガタ, ルイスツノヒョウタンクワガタ, マメクワガタ)となっている。

トカラ列島を含む琉球列島は、新生代第三紀中新世にユーラシア大陸から分離して以来、地殻変動や氷河の消長に伴う海水面の変動がもたらした島嶼化と陸橋化の繰り返しという複雑な歴史を経てきた(木村, 2002)。そのため、琉球列島の生物相は、島嶼化に伴う分断による遺伝的分化と、陸橋化に伴う大陸からの分散による移入を繰り返すことにより、多くの固有タクサを含む多様な生物相を形成してきた。このような琉球列島にあって、トカラ列島は異なる様相を持つ地域である。トカラ列島の各島嶼は、新生代第四紀の中期更新世からの火山活動によって形成された比較的新しい火山列島であり、周辺地域とは陸続きにならなかったと考えられている。そのため、トカラ列島の生物相は、琉球列島の他地域のような陸橋化による移入と島嶼化に伴う分断隔離によって形成されたものではなく、日本では他に例を見ない規模での飛翔による飛来や海流に流された漂流物に乗ってくる漂流分散などの何らかの海を越える分散によって成立したものと考えられる。このようにトカラ列島は、大陸辺縁部に位置していながら他地域からの陸伝いの侵入を考慮する必要がなく、純粋に海を越えた分散による生物相形成を考えることができるという特異な地域であり、海を越えた分散を考えていく際の最適な地域の一つとして生物地理学や島嶼生物学におけるケーススタディーとなりえる研究エリアであると考えている。

また、トカラ列島南部の悪石島と小宝島の間には、区系生物地理学の動物地理区分でいう旧北区と東洋区の境界である渡瀬線(トカラギャップ)が存在しており、生物地理区の境界領域における島嶼生物相の形成についても研究できる特別な地域であるという点も重要である。トカラ列島の動物相は、その南側に位置する奄美諸島から侵入したと思われる東洋区系の動物と、北側に位置する大隅諸島や九州から侵入したと思われる旧北区系の動物が混在する生物相の移行地帯と言うことができる。このため、トカラ列島は南北双方向から異なる動物群が移入してきた生物地理学的に特異な地域であり、その動物相の形成史を明らかにすることは生物地理区の境界領域の形成に関する重要な寄与ができる研究エリアである。

トカラ列島を含む琉球列島の生物地理に関しては、琉球列島の成立過程(陸橋化と分断)と生物の分散による移動(陸橋による移動と海流分散など)の関係から脊椎動物を中心に各種生物で盛んに研究されている(太田, 2002; 疋田, 2003; 松井, 2005 など)。甲虫類においては、野村(1966)のコガネムシ上科, 小林(1988)のコガネムシ科アオドウガネ, 黒沢(1988)のタマムシ科ウバタマムシ属, 楨原(1988)のカミキリムシ科ハネナシサビカミキリ種群などの研究があるが、琉球列島における甲虫相の形成史について系

統生物地理学的視点に基づく十分な検討は行われてきていなかった。細谷らは、琉球列島の生物多様性の形成過程とその固有性を把握するための研究として、琉球列島島嶼に生息するクワガタムシ科を含めたコガネムシ上科甲虫の系統生物地理学的研究を進めており、中琉球(奄美諸島と沖縄諸島)の遺伝的固有性の高さやその形成史について発表してきている(荒谷・細谷, 2005; 細谷・荒谷, 2006; 細谷・荒谷, 2007 など)。

トカラ列島の生物地理に関する分子系統学的・集団遺伝学的研究は、爬虫類においていくつか行われており(Kato et al., 1994; Toda et al., 1997 など)、渡瀬線(トカラギャップ)以南からトカラ列島にかけて分布する種については、最近南からトカラ列島へと漂流分散により侵入してきたと考えられている。しかし、その侵入経路は複雑なものであり、島嶼により起源地が異なるものも見られる。逆に北から侵入したと思われる種に関する分子系統学的研究は現時点で見られず、北からの影響に関する十分な知見が得られていない。

2. 研究の目的

トカラ列島の各島嶼は、新生代第四紀の中期更新世からの火山活動によって形成された火山島であり、島の形成以降、北部の九州・大隅諸島、および南部の奄美諸島と陸続きになっていないと考えられている。そのため、トカラ列島に分布する生物は、飛翔による飛来や海流に流された漂流物に乗ってくる漂流分散などの何らかの海を越える分散により侵入してきたものと考えられる。今回対象とするクワガタムシ科甲虫は、トカラ列島に 6 種が分布しているが、その分布パターンには相違が見られる。まず、九州には分布せず奄美諸島以南に分布する東洋区系の動物の北上による移入を想定することができる種が 1 種(リュウキュウノコギリクワガタ)、逆に奄美諸島以南に分布せず九州・大隅諸島に分布する旧北区系の動物の南下による移入を想定することができる種が 1 種(コクワガタ)、奄美諸島と九州・大隅諸島の両地域に分布する種が 4 種(ヒラタクワガタ, ネブトクワガタ, ルイスツノヒョウタンクワガタ, マメクワガタ)となっている。まずネブトクワガタは、トカラ列島内で 3 亜種に分化が見られ、各島嶼への侵入経路や時期が異なることに起因すると考えられる。次にルイスツノヒョウタンクワガタとマメクワガタは渡瀬線以北の島嶼に分布しており、更に亜社会性(家族性)を示すことが知られており、1 本の朽木中に雌雄成虫と幼虫が共に生活している。このため、1 回の漂流分散によって運ばれる個体数が多いと考えられ、漂流分散による分散地への定着が比較的容易であると考えられる。最後にヒラタクワガタについては、トカラ列島の亜種タカラヒラタクワガタが渡瀬線以南の宝島と小宝島のみ分布し、他のク

ワガタムシ科甲虫と異なる特異な分布を示している。このため、本種の侵入経路や時期は、他種とは異なるものであった可能性がある。

トカラ列島の生物地理に関する研究は、これまで奄美諸島などの南から渡瀬線(トカラギャップ)を超えた種に関する研究に重点が置かれてきた。本研究では、南からだけではなく、九州・大隅諸島といった北からの侵入についても解析を行い、トカラ列島の生物相を形成する際に重要な役割を果たした南北両方向からの分散について評価を行っていく。それにより、南北からのトカラ列島への侵入経路、侵入時期および侵入回数を明らかにでき、トカラ列島の真の生物相形成史を推定することができると考えている。そして、本研究は火山島における甲虫相の形成に与える地史や海流、生態学的相違の影響を考えていく際のケーススタディーになり得る重要な研究であると考えている。また、本研究の結果から、クワガタムシ科甲虫の漂流分散の傾向を把握することにより、今後の他地域における生物地理研究において重要な指標として用いることができると考えている。

3. 研究の方法

本研究は、次の(1)~(5)の項目について調査・解析を進めて行くことにより研究を進めていく。最終的には、(6)として、それらを総合した解析を行い、トカラ列島におけるクワガタムシ科甲虫相の形成史を推定していく。

- (1) トカラ列島およびその周辺地域における現地調査を行い、クワガタムシ科各種の分布状況と、比較形態学および分子系統学的・分子集団遺伝学的解析に用いるサンプルの採集を行う。
- (2) 現地調査で採集したクワガタムシ各種の標本を用いて、雌雄成虫の外部形態及び交尾器形態を用いた比較形態学的解析を行い、トカラ列島内の島嶼間、およびトカラ列島とその周辺地域の形態的分化について明らかにする。
- (3) 現地調査で採集したクワガタムシ各種について、トカラ列島各島嶼およびその周辺地域のサンプルについて、ミトコンドリア DNA のチトクローム酸化酵素サブユニット 1 (COI) 遺伝子および 16S rRNA 遺伝子の塩基配列を決定し、それらを用いた分子系統学的・分子集団遺伝学的解析を行う。これにより、トカラ列島各島嶼への侵入経路や各島嶼間の遺伝子交流の程度について明らかにする。
- (4) ミトコンドリア遺伝子は母系のみを系統関係、分子集団遺伝学的関係しか明らかにできないため、父系も含めた遺伝子交流の程度について明らかにできる核遺伝子を用いた分子系統学的・分子集団遺伝学的解析を行い、同様にトカラ列島各島嶼への侵入経路や各島嶼間の遺伝子交流の程度について明らかにする。
- (5) 現地調査時には、クワガタムシ科甲虫以外

の昆虫類、特に本科以外のコガネムシ上科甲虫を採集することにより、トカラ列島における昆虫類の一般的な分布パターンを明らかにしていく。この分布パターンと、本研究の結果の比較を行っていく。

(6) 上記の研究で得られた結果を総合的に解析し、トカラ列島各島嶼への侵入経路や侵入時期、侵入回数、およびトカラ列島各島嶼間の遺伝子交流の程度について明らかにすることにより、トカラ列島におけるクワガタムシ科甲虫相の形成史を推定していく。

4. 研究成果

- (1) 十島村より昆虫採集調査の許可を受けて、トカラ列島の有人島 7 島においてそれぞれ 1~3 回にわたり採集調査を行い、一部を除き各島嶼各種 1~25 個体のサンプルを収集できた。また、現在無人島になっている臥蛇島についても、十島村より入島許可を受けて調査を行い、1 種の採集に成功した。トカラ列島の周辺地域としては、薩摩半島、三島村の 3 島(三島村より昆虫採集調査の許可を受けた)、屋久島、奄美大島、沖縄本島で採集調査を行い、各種のサンプルを収集した。
- (2) 形態測定については、大顎その他の外部形質を測定するとともに、雄交尾器の各部形質の測定を行い、列島内の島嶼間、および周辺地域との比較を行った。ネプトクワガタのような一部の種やその他の種の一部の島でサンプル数が十分でなく、明確な結果が得られていないが、リュウキュウノコギリクワガタやコクワガタにおいては、トカラ列島内の島嶼間で明確な差異は見られなかった。ヒラタクワガタについては、九州本土ではなく奄美大島と類似した形態を示す傾向が見られた。
- (3) ミトコンドリア遺伝子の解析領域はチトクローム酸化酵素サブユニット 1 (COI) 遺伝子および 16S rRNA 遺伝子を用いた。図としては、後者の遺伝子を用いた亜種間の系統解析の結果を示す。

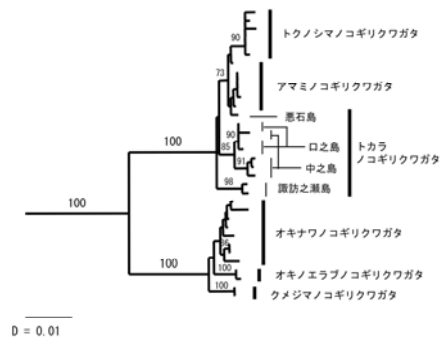


図 1 リュウキュウノコギリクワガタの亜種間の系統樹

①まず、本列島が分布北限であり、南から侵入してきたと思われる東洋区系の種であるリュウキュウノギリクワガタ(図 1)では、トカラ列島に分布する亜種トカラノギリクワガタが、奄美大島に分布する亜種アマミノギリクワガタや徳之島に分布する亜種トクノシマノギリクワガタと単系統群を形成したが、トカラノギリクワガタは単系統群とならず、複数の系統に分かれた。COI 遺伝子でもほぼ同様の結果となっており、本列島内の島嶼間では口之島と中之島が集団遺伝学的に近縁となった。

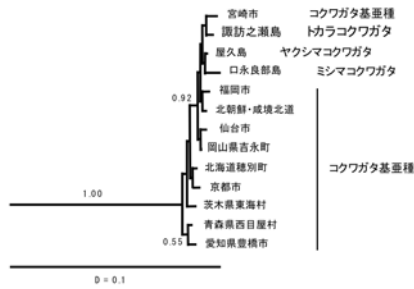


図 2 コクワガタの亜種間の系統樹

②次に、本列島が南限であり、北から侵入して北と思われる旧北区系の種であるコクワガタ(図 2)では、多数のハプロタイプが見られたものの塩基置換率はわずかなものであり、亜種による明確な遺伝的な違いが得られなかった。また、COI 遺伝子も含めて、トカラ列島内の島嶼間の明確な違いも示されなかった。

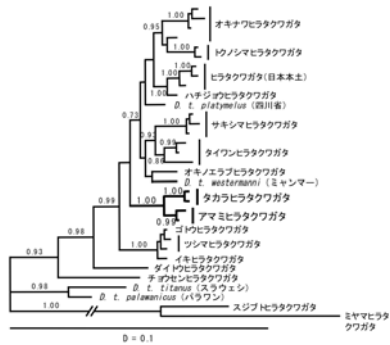


図 3 ヒラタクワガタの亜種間の系統樹

③最後に、トカラ列島を挟む南北(九州と奄美大島)に分布するヒラタクワガタ(図 3)では、トカラ列島に分布する亜種タカラヒラタクワガタは奄美大島に分布する亜種アマミヒラタクワガタと単系統群を形成した。COI 遺伝子においても同様の結果であった。

(4) 核遺伝子として、18S rRNA 遺伝子、28S rRNA 遺伝子、Wingless 遺伝子、EF-1a 遺伝子、PepCK 遺伝子について PCR を行って見たが、種内で安定的に DNA 増幅できるプライマーセッ

トが見つからず、トカラ列島とその周辺地域、および本列島内の島嶼間の遺伝的な差異を十分に検出することができなかった。

(5) 分布パターンの比較に用いるために、クワガタムシ科以外のコガネムシ上科甲虫も採集し、各島嶼における分布パターンをまとめた。本採集調査により、口之島 3 種、中之島 1 種、平島 6 種、諏訪之瀬島 2 種、悪石島 3 種、小宝島 14 種、宝島 2 種、臥蛇島 1 種が新たに記録され、トカラ列島新記録種としてヤエヤマニセツツマグソコガネが記録された。本種は近年琉球列島を北上している外来種であり、フェリーによる非意図的な人為移入と考えられ、現在トカラ列島内を徐々に北上している。分布パターンは、東洋区系の種と考えられるトカラ列島を分布北限とする種が 14 種(27%)を占め、逆に旧北区系の種と考えられるトカラ列島を分布南限とする種は 9 種(18%)であった。また、北限種は 12 種(86%)が渡瀬線を越えて北上しており、これに対して南限種は 6 種(67%)が渡瀬線を越えて南下していない。トカラ列島のコガネムシ上科甲虫相は、北(旧北区系)よりも南(東洋区系)からの侵入の影響が大きく、渡瀬線を越えた分布拡大も南からが優勢である。

(6) 以上の結果を総合すると、北限種であるリュウキュウノギリクワガタと南北に分布するヒラタクワガタは、トカラ列島へは南からの侵入であり、南限種のコクワガタは北からの侵入であることが明らかになり、南北両方に分布する種も南からの侵入であることが明らかになった。コガネムシ上科甲虫の分布パターンからも、トカラ列島の昆虫相は、北(旧北区系)よりも南(東洋区系)からの侵入の影響が大きいことがわかる。また、遺伝的分化の違いから、コクワガタの侵入時期が他の 2 種よりも遅い時期であると考えられ、明確な遺伝的分化が見られない。また、トカラ列島周辺の海流の方向は基本的南から北であり、漂流分散によるトカラ列島への北上分散は考えづらい。コクワガタは、氷河期に陸域が拡大し、島間の距離が接近した時期に飛翔分散により侵入したと考えられる。これに対して、ヒラタクワガタはトカラ列島の亜種と奄美諸島の亜種ではっきりとした遺伝的な分化が見られ、10 数万年程度の分岐年代が想定される。漂流分鎖による分散後、10 数万年程度の間、宝島および小宝島に隔離されているものと考えられる。次にリュウキュウノギリクワガタであるが、トカラ列島内に複数の系統群が見られることから、島嶼によって漂流分散による侵入時期が異なっていると考えられる。漂流分散の時期は、ヒラタクワガタとほぼ同じ 10 数万年前後であると考えられ、奄美諸島(奄美大島や徳之島)地域から複数回の侵入事象があったと考えられる。大まかに言うと、まず、奄美諸島地域から諏訪之瀬島への侵入、および口之島・中之島地域への侵入が別々に起こり、その後、奄美大島から悪石島への侵入が起こったと考えられる。また、口之島と中之島の間では遺

伝的交流が見られた。奄美諸島の北側のトカラギヤップは、少なくとも 170 万年前には形成されていたと考えられており、奄美諸島からトカラ列島の島々への分散は、長年数 10km におよぶ漂流分散が必要とされていたと考えられる。しかし、海流が南から北に流れており、朽木等が流されやすいこと、および、クワガタムシ科甲虫が朽木中で幼虫期を過ごすため、朽木に入って漂流分散することが十分可能であることが、南からの複数回の侵入を可能にしたと考えられる。

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)

- ① 細谷忠嗣・土居朋嵩・横川忠司・棚橋薫彦, 2011 年.トカラ列島調査 2009 年調査で採集されたコガネムシ上科甲虫.鯉角通信, 査読無, 22 号, 25-36.
- ② 細谷忠嗣, 2010 年.コガネムシ上科甲虫に関する DNA に基づく系統解析の現状.鯉角通信, 査読無, 21 号, 51-61.
- ③ 細谷忠嗣, 2010 年.鹿児島県三島村調査で採集されたコガネムシ上科甲虫.鯉角通信, 査読無, 21 号, 63-72.
- ④ 細谷忠嗣・清 拓哉・川下悠希, 2009 年.トカラ列島調査で採集されたコガネムシ上科甲虫.鯉角通信, 査読無, 19 号, 3-14.
- ⑤ Tadatsugu Hosoya. 2009 年. A new record of *Aesalus asiaticus asiaticus* Lewis, 1883 (Coleoptera, Lucanidae) from the Satsuma Peninsula, South Kyushu. *Kogane*, 査読有, 10 号, 89-90.
- ⑥ Tadatsugu Hosoya and Takuya Kiyoshi. 2009 年. Records on genus *Baryrhynchus* (Brentidae, Arrhenodini) in Akuseki Island, Tokara Islands, Japan. *Elytra*, 査読有, 37 巻 1 号, 51-52.
- ⑦ 細谷忠嗣・清 拓哉・川下悠希, 2009 年.鹿児島県トカラ列島宝島の水生甲虫類. 甲虫ニュース, 査読無, 165 号, 5-9.
- ⑧ 細谷忠嗣・荒谷邦雄, 2008 年.トカラ列島におけるクワガタムシ科の生物地理. 昆虫と自然, 査読無, 43 巻 13 号, 17-22.

[学会発表] (計 19 件)

- ① Masahiko Tanahshi, Tadatsugu Hosoya, Kohei Kubota, and Takema Fukatsu, A newly discovered female-specific mycangium and the associated microbial communities in stag beetles. Memorial Symposium for the 26th International Prize for Biology. Biology of Symbiosis -Celebrating Dr. Nancy A. Moran-. 2010 年 12 月 7-8 日, つくば国際会議場.
- ② 細谷忠嗣・棚橋薫彦・村井悠孔・藏満司夢・

小長谷達郎・栗田和紀, トカラ列島 2010 年調査で採集されたコガネムシ上科甲虫, 日本昆虫学会第 58 回九州支部・日本鱗翅学会九州支部合同大会, 2010 年 12 月 4 日, 九州大学箱崎キャンパス

- ③ 細谷忠嗣, トカラ列島 2008-2010 年調査で採集されたコガネムシ上科甲虫, 第 1 回(新)日本甲虫学会大会, 2010 年 11 月 14 日, 大阪市立自然史博物館.
- ④ 細谷忠嗣・荒谷邦雄, DNA による系統解析の紹介, コガネムシ研究会コガネ博 2010, 2010 年 11 月 6 日, サンケイプラザ・東京.
- ⑤ 細谷忠嗣・荒谷邦雄, ヒラタクワガタ *Dorcus titanus* の分類学的再検討, 日本昆虫学会第 70 回大会, 2010 年 9 月 19 日, 山型大.
- ⑥ 細谷忠嗣, 琉球列島を北上するヤエヤマニセツツマグソコガネのトカラ列島への移入と分布拡大の状況, 第 54 回日本応用動物昆虫学会大会, 2010 年 3 月 26 日, 千葉大学.
- ⑦ 細谷忠嗣・土居朋嵩・棚橋薫彦, トカラ列島および三島村 2009 年調査で採集されたコガネムシ上科甲虫, 日本昆虫学会第 57 回九州支部・日本鱗翅学会九州支部合同大会, 2009 年 12 月 6 日, かんぼの宿別府.
- ⑧ 細谷忠嗣, トカラ列島におけるコガネムシ上科の生物地理(調査中), 日本昆虫学会第 65 回九州支部・日本鱗翅学会九州支部合同例会, 2009 年 8 月 30 日, 九州大学伊都キャンパス.
- ⑨ 細谷忠嗣・清 拓哉・川下悠希, トカラ列島調査で採集されたコガネムシ上科甲虫, 日本昆虫学会第 56 回九州支部・日本鱗翅学会九州支部合同大会, 2008 年 12 月 14 日, 北九州市立いのちのたび博物館.
- ⑩ 荒谷邦雄・荒谷瑠香・細谷忠嗣, 東アジア産ヒラタクワガタ類に関する系統生物地理学上の新知見とそれに基づく分類学的再検討の試み, 日本鞘翅学会第 21 回大会・日本甲虫学会 2008 年次大会・日本昆虫分類学会第 11 回大会合同大会, 2008 年 11 月 23 日, 松山東雲大

[図書] (計 1 件)

- ① 荒谷邦雄・細谷忠嗣, 北隆館, 日本の昆虫の衰亡と保護(石井 実監修), 2010 年, pp.36-52.(分担執筆:日本のクワガタムシ・カブトムシ類における多様性喪失の危機的状況).

6. 研究組織

(1)研究代表者

細谷 忠嗣(HOSOYA TADATSUGU)
九州大学・比較社会文化研究院・助教
研究者番号:90467944