

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 19 日現在

機関番号：82617

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2012～2013

課題番号：24657066

研究課題名(和文) 東アジアの鳥類の種多様性起源地としての日本列島

研究課題名(英文) The possibility of Japanese origin of East Asian bird species and species diversity

研究代表者

西海 功(Nishiumi, Isao)

独立行政法人国立科学博物館・動物研究部・研究主幹

研究者番号：90290866

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円、(間接経費) 930,000円

研究成果の概要(和文)：日本列島が豊富なアジアの鳥類種の供給地となってきた可能性について、主にmtDNAバーコード領域の分子系統樹によって検討をおこなった。まず、184種831個体の日本繁殖種のバーコード配列を読み、BOLDデータベースのプロジェクトBJNSMに登録した。11の鳥類プロジェクトの234種1,367個体の日本繁殖種を含む699種4,636個体のデータを統合して、NJ法による系統樹を作成したところ、合計30種の鳥類で、日本列島の集団が最も遺伝的多様性が高く、かつ、系統樹の基部に位置することがわかった。これは少なからぬ鳥類種が日本列島起源であることを示唆する。生物系統地理学的な正確な分析が今後望まれる。

研究成果の概要(英文)：The possibility of Japanese origin of Asian bird species were examined mainly by molecular phylogenetic trees of mtDNA barcoding region. First, 184 Japanese breeding species consisting of 831 individuals were registered in a project BJNSM(Birds of Japan, NSMT) of BOLD database systems. We combined 11 bird projects and analyzed 699 species (4,636 individuals) containing of 234 Japanese breeding species (1,367 individuals). Phylogenetic trees of the all samples by NJ method showed that Japanese populations for 30 species has the highest genetic diversity in the species and placed the base of the species phylogenetic tree. This suggests that not a few Asian or Palearctic bird species were originated in Japan. Improvement of phylogeographic methods and analyses are required as the next step.

研究分野：生物学

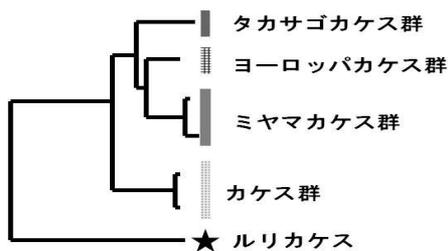
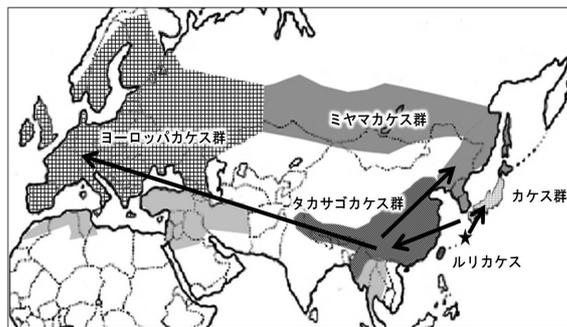
科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：種の起源 種分化 DNAバーコード 分散 系統地理 日本列島 鳥類 ユーラシア

1. 研究開始当初の背景

東アジアの種多様性が高い理由として、東アジアでは氷河の発達が悪かったこと、海洋や乾燥域によって森林が分断されず連続していることによって南方への避難が可能となり氷期の絶滅が少なかったことが挙げられている (Qian & Ricklefs 2000, Nature, 407,180-182)。

申請者は日本列島の鳥類の DNA バーコーディングをおこない、また韓国や台湾などの研究者と共同して東アジアの鳥類の集団構造を研究してきた。その結果、mtDNA の分子系統からはユーラシアに広く分布するカケスが、日本を起源にして分布を拡大した可能性が示された (図 1)。また集団の歴史を分子系統樹よりもさらに詳しく推定する手法 NCPA (Neated Clade Phylogeographical Analysis, Templeton 1998; Mol. Ecol. 7,381-397) を用いてウチヤマセンニュウを調べ、紀伊半島周辺の祖先集団から九州や韓国南部に分布を広げたことが示唆された (西海 2009)。これらの結果から日本が東アジアの鳥類の種多様性の起源地となった可能性について着想を得た。



— 1% difference NJ tree

図 1. カケスの分子系統とそれから推定される分散の方向

2. 研究の目的

北半球の温帯域の中で最も種多様性が高いのは東アジアであることが知られている。東アジアはヨーロッパや北米と比べて氷河の発達が悪かったことなどから、氷期の絶滅が少なかったことがその主な要因と考えられている。申請者は南北に長い日本列島の存在が東アジアの鳥類の種多様性を生み出したという仮説を立てた (西海 2009, 日本生態学会関東地区会報, (58): 53-55)。つまり、多くの鳥類で、日本列島での種分化とその後の大陸への分布拡大が起こったと考えてい

る。この仮説を DNA バーコードデータを利用した系統学的分析と生物系統地理学的な分析によって検証することが本研究の目的である。これは E. Mayr の周縁的種分化が鳥類の種分化において重要であることを示し、東アジアやユーラシアの生物多様性を高めることへの日本列島の寄与を見直すことにつながる。

3. 研究の方法

国立科学博物館の鳥類 DNA コレクションのサンプルと申請者が研究協力者ほかと共に既に収集した日本と大陸 (韓国、中国、極東ロシア、モンゴル) のサンプルを主に用いつつ、韓国での野外調査によってサンプルを補って次の分析をおこなう。

まずは、大陸との同種あるいは姉妹種について mtDNA 分子系統を調べて、日本の集団が系統樹の根元に位置するか先端に位置するかを調べる。DNA バーコーディングで使われている COI 領域について鳥類のユニバーサル PCR プライマーセット (BirdF1, BirdF2) を用いてターゲット領域を含む 749bp の COI 領域を増幅し、Applied Biosystems 3500xL を用いて両側からシーケンシングして解析する。その結果得られた塩基配列をバウチャー標本の情報とあわせて DNA バーコーディングサイト BOLD systems に登録する。既に登録されている旧北区東部の鳥類と韓国の鳥類など他のプロジェクトで登録されている DNA バーコードと比較分析する。BOLD systems 上で NJ 法による系統樹を作成し、日本の集団が系統樹の基部に位置する場合や日本の集団が大陸の集団に対して側系統群となる場合を見つけ出す。このことにより東アジアに分布する鳥類のうち日本起源の可能性が高い種を特定する。

具体的には次の 11 の鳥類 DNA バーコーディングプロジェクトのデータを統合して分析した。

BJNSM: Birds of Japan, NSMT

YIO: Birds of Japan, YIO

BPA: Barcoding of Philippine Accipitrids

BPB: Barcoding of Philippine Birds

SIBHI: Birds of Hawaii, USNM

SIBIQ: Birds of Iraq and Afghanistan, USNM

NORBI: Norwegian birds

BEPAL: Birds of the eastern Palearctic

KKBI: DNA Barcoding Korean Birds

CMCPB: Philippine Birds

SWEBI: Swedish birds

また、より進んだ研究事例として、東アジアに分布し、9 亜種からなる多型種ヤマガラについて COI 領域を分析し NCPA を用いて集団の起源を推定するとともに形態を調査して、ヤマガラの起源地を推定し、さらに亜種分類の検討も行う。

4. 研究成果

184 種 831 個体の日本繁殖種のバーコーディング配列を読み、BOLD systems データベースに登録した。他機関の登録を含めて、1,367 個体 234 種の日本繁殖種を含む 4,636 個体 699 種のデータを BOLD systems 上で NJ 法による系統樹を作成し分析した。その結果、合計 30 種の鳥類で、日本列島の集団が最も遺伝的多様性が高く、かつ、系統樹の基部に位置するか側系統群となっていることがわかった。

典型例の一つはヤマシギであった(図2)。奄美諸島などに分布するアマミヤマシギが Kimura 2 Parameter モデルで 5.2%の遺伝的距離をもつ最近縁種であったが、ヤマシギの北海道産の 1 個体が 4.9%の遺伝距離でアマミヤマシギに配列が最も近く、次いで本州産の 1 個体が近く、これらはヤマシギの種内系統樹の基部に位置した。また、北海道の他の個体や関東などの個体は韓国やロシア、さらにはノルウェーの個体とも共通するハプロタイプを有して、系統樹内で比較的末端部に位置していた。これらの分析結果は、旧北区に広く分布するヤマシギが日本列島を起源としていることを示唆するものである。

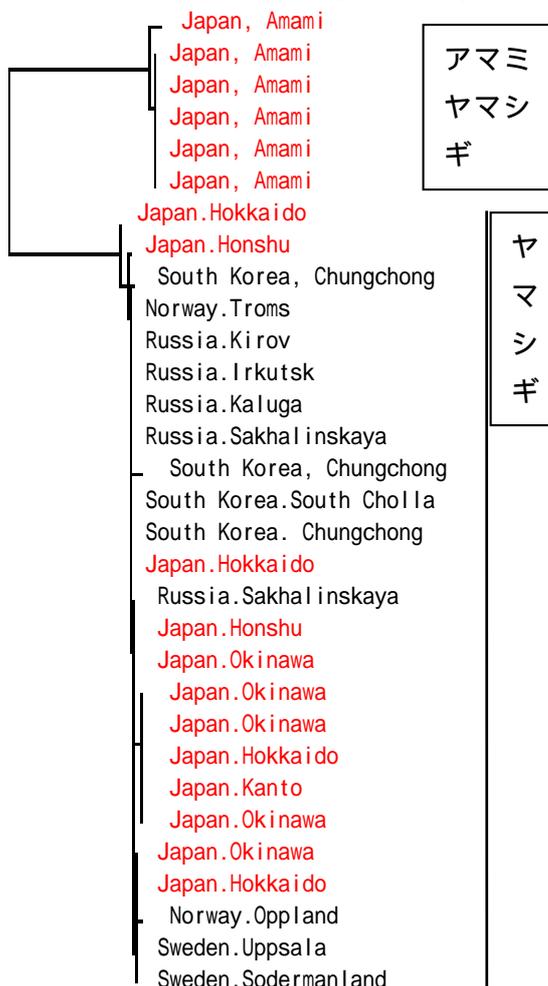


図2. ヤマシギの系統樹

このアマミヤマシギとヤマシギのように、姉妹種の一つが日本列島の固有種(あるいは

日本とその周辺にしかない準固有種)で、もう一方の姉妹種が大陸に広く分布し、日本列島の集団が種内系統樹の基部に位置するペアは、オオトラツグミとトラツグミ、セグロセキレイとハクセキレイ、ノグチゲラとオオアカゲラ、ウミウとカワウが該当することがわかった。また、伊豆諸島でのみ繁殖する渡り鳥のイイジマムシクイと極東域に繁殖分布するセンダイムシクイも同じ関係がみられた。つまり、研究の背景でも述べたルリカケスとカケスを合わせて、7 ペアが同様の関係にあり、これらの7種が日本起源であることが示唆された。

また、姉妹種が日本固有種でなくとも、日本列島の集団が最も遺伝的多様性が高く、かつ、系統樹の基部に位置するか側系統群となっている種が多数見つかった。チョウゲンボウはハヤブサ目の中で近縁種と呼べるものが今のところ見つかっておらず、ハヤブサ目の系統樹の根元に位置する種である。ユーラシアからアフリカに広く分布するが、アフリカの集団はまだ登録されていない。そこで登録されているユーラシア大陸の集団の系統樹を作成すると図3のようになった。全体的に遺伝的多形に乏しいが、樹形の基部には東北地方と本州の個体が位置し、韓国、ノルウェー、ロシア、カザフスタン、スウェーデンの集団は末端部に位置する。また、日本の集団は現在知られるところではすべてのハプロタイプを有していることがわかった。この系統樹は日本列島を起源にしてチョウゲンボウがユーラシアに拡大したことを示唆する。

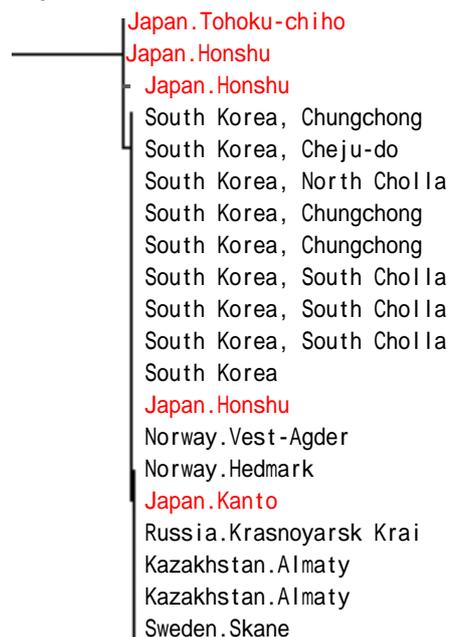


図3. チョウゲンボウの系統樹

このチョウゲンボウのように全てのハプロタイプを日本の集団が有している例は稀なもの、系統樹の基部に日本の集団が位置する例は多数見つかった。つまり前述の7種と違って姉妹種が日本の固有種ではない例

になるが、オオヨシキリ、コヨシキリ、エナガ、エゾムシクイ、ムクドリ、ヒヨドリ、キビタキ、コマドリ、ルリビタキ、ノビタキ、コガラ、ホオジロ、カワラヒワ、イスカ、コジュリン、スズメ、モズ、カワセミ、コゲラ、ツミ、フクロウ、コアホウドリを加えた 23 種がそれに該当することがわかった。

生物地理学的解析としてヤマガラについて NCPA 解析をおこなった。結論的には台湾または八重山諸島を起源として、日本列島のほぼ全域と朝鮮半島（おそらく中国東北部までを含む）へ分布を拡大したことが示唆された。また、韓国の集団は奄美諸島と同じバーコード領域の配列を有しており、九州以北の日本列島の集団から派生したのではなく、奄美以南と共通する古い系統からの直接の派生が示唆された。

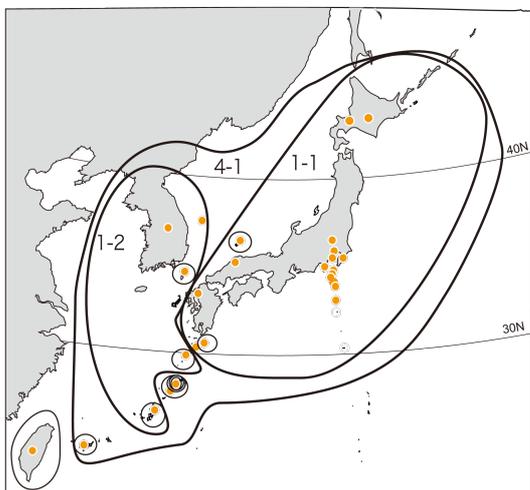


図 4. ヤマガラのハプロタイプのネステッドクレード分布

韓国東部の鬱陵島の集団は亜種シマヤマガラとして記載されたことがあるが、現在は日本本土と朝鮮半島に分布する亜種ヤマガラのジュニアシノニムとして扱われている。ミトコンドリアのハプロタイプでも韓国本土のヤマガラと同じであることが判明した。しかし、伊豆諸島のオーストンヤマガラが本州本土と同じハプロタイプをもつが、はっきりと形態的に区別される亜種に形態分化していることから、鬱陵島の集団の形態についても再調査した。その結果、計測値からもシマヤマガラが大柄で特有のプローションを有することが主成分分析から示唆された（図 5）。

以上のように、ヤマガラにおいて計画に従って NCPA 解析をおこない、起源集団の推定を行ったが、NCPA 解析は偽陽性が現れやすいとの問題点が近年指摘されるようになり、その認識が高まっているため、他の種での NCPA 解析は行わなかった。本研究の主題の仮説を検証するためのサンプリングとバーコード配列の取得はこの 2 年間で大きく進めることができ、また、DNA バーコーディン

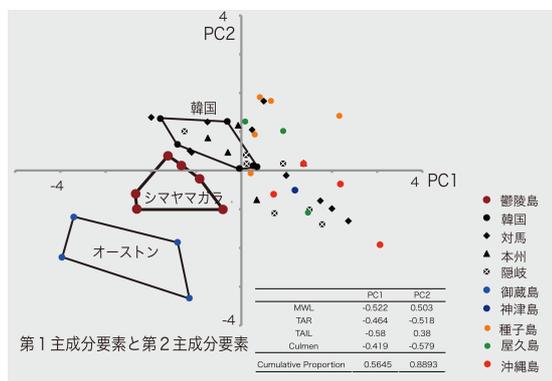


図 5. ヤマガラの形態計測値の主成分分析

グの系統樹解析によって日本列島に起源をもつユーラシア大陸の広域分布種が予想通り多数存在する可能性がより濃厚になってきたが、より正確な推定を行うための分析方法の検討が今後の課題として残された。

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 10 件)

Saitoh T, Sugita N, Someya S, Iwami Y, Kobayashi S, Kamigaichi H, Higuchi A, Asai S, Yamamoto Y & Nishiumi I. (2014) DNA barcoding reveals 24 distinct lineages as cryptic bird species candidates in and around the Japanese Archipelago. *Molecular Ecology Resources*, 査読有、Vol. 14、10.1111/1755-0998.12282, X June, 2014.

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1755-0998.12282/abstract>

McKay, B.D., H. L. Mays Jr, C.-T. Yao, D Wan, H. Higuchi and I. Nishiumi, 2014. Incorporating color into integrative taxonomy: Analysis of the varied tit (*Sittiparus varius*) complex in East Asia. *Systematic biology*, 査読有、Vol. 63. doi: 10.1093/sysbio/syu016. Abe, H., I. Nishiumi and M. Inoue-Murayama, 2013. Tandem duplications in the c-terminal domain of the mesotocin receptor exclusively identified among East Eurasian thrushes. *Journal of molecular evolution* 査読有 77:260-267

McKay, B., H. L. Mays Jr, Y. Wu, H. Li, C.-T. Yao, I. Nishiumi and F. Zou, 2013. An empirical comparison of character-based and coalescent-based approaches to species delimitation in a young avian complex. *Molecular Ecology* 査読有 22: 4943-4957.

Hamao, S., N. Sugita and I. Nishiumi,

2013. Geographical variation in mitochondrial DNA and vocalizations in two resident bird species in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series A*, 査読有 39(1): 51-62

Seki, S.-I., I. Nishiumi and T. Saitoh, 2013. Distribution of two distinctive mitochondrial DNA lineages of the Japanese Robin *Lucinia akahige* across its breeding range around the Japanese islands. *Zoological Science*, 査読有 29: 681-689.

内藤和明・西海 功・大迫義人, 2012. 豊岡の飼育下および野外のコウノトリの遺伝的多様性と繁殖計画への示唆. *野生復帰*, 査読有, 2: 57-62.

西海 功, 2012. DNA バーコーディングと日本の鳥の種分類. *日本鳥学会誌*, 査読有, 61: 223-237.

西海 功, 2012. 分類学・系統地理学研究の歩みと成果. *日本鳥学会誌*, 査読無, 61(特別): 35-38.

齋藤武馬・西海 功・茂田良光・上田恵介, 2012. メボソムシクイ *Phylloscopus borealis* (Blasius) の分類の再検討: 3つの独立種を含むメボソムシクイ上種について. *日本鳥学会誌*, 査読有, 61: 46-59.

〔学会発表〕(計 11 件)

Nishiumi, I. and C-H. Kim, 2014. Japanese Islands may have contributed to the rich species diversity of East Asian birds: results of DNA barcoding. 26th International Ornithological Congress, Rikkyo University, Tokyo. 18-24 August 2014.

McKay, B. D., H. L. Mays, C. Yao, D. Wan, and I. Nishiumi, 2013. Integrative taxonomy and biogeographic history of the Varied Tit (*Sittiparus varius*). The 131st Stated Meetings of the American Ornithologists' Union, The Field Museum, Chicago, 13-17 August 2013.

杉田典正・金昌會・藤田薫・樋口広芳・西海功, 2013. ヤマガラの系統地理と鬱陵島の亜種シマヤマガラの独立性. *日本鳥学会 2013 年度大会*. 9月14日, 名城大学, 講演要旨集, p.115.

森さやか・長谷川理・江口和洋・早矢仕有子・藤岡正博・Alexey Kryukov・西海功, 2013. 北海道のカササギ侵入個体群と大陸個体群の遺伝的構造解析. *日本鳥学会 2013 年度大会*. 9月14日, 名城大学, 講演要旨集, p.118.

曹炯柱・西海功・荒谷邦雄, 2013. クロツラヘラサギ *Platalea minor* の近縁種におけるコントロール領域の重複構造の解析. *日本鳥学会 2013 年度大会*. 9月14

日, 名城大学, 講演要旨集, p.119.

濱尾章二・杉田典正・西海功, 2013. 南西諸島における留鳥性鳥類 4 種の遺伝的変異とさえずりの変異. *日本鳥学会 2013 年度大会*. 9月14日, 名城大学, 講演要旨集, p.181.

西海 功, 2013. 南西諸島の小鳥たちの地域変異—南へ行くほど黒くなる種、小さくなる種. 平成 25 年度自然史学会連合講演会「みる!きく!さわる!博物館~五感で感じる生物多様性~」. 7月28日, 沖縄県立博物館, 講演要旨集, p.2.

森さやか・江口和洋・長谷川理・西海功, 2013. マイクロサテライトマーカーを用いた九州カササギ個体群の遺伝的構造解析. 第 60 回日本生態学会大会. 3月8日, 静岡県コンベンションアーツセンター, 講演要旨集, p.314.

西海 功・四方田紀恵・笠原里恵・中村浩志, 2012. マイクロサテライト DNA 解析により解明された日本のライチョウの遺伝的分化. 第 13 回ライチョウ会議岐阜大会, 10月14日, 高山市民ホール. 講演要旨集, p.8.

Nishiumi, I., 2012. DNA barcoding and the perspective of researches on species classification in Asia: Japanese Islands may have contributed to the rich species diversity in Asian birds. Centennial Commemoration Symposium, Ornithological Society of Japan, University of Tokyo. 16 September 2012. Program, p.26.

Nishiumi, I., N. Yomoda, S. Kasahara and H. Nakamura, 2012. Microsatellite DNA analysis divided Japanese Rock Ptarmigan into four genetic clusters. The 12th International Grouse Symposium, Matsumoto. 22 July 2012. Abstract, p.16.

〔図書〕(計 7 件)

西海 功, 2013. 鳥類分類表. 岩波生物学辞典 第 5 版 岩波書店. 2192p.

西海 功 (分担執筆), 2013. 行動生物学辞典 上田恵介他編 東京化学同人. 637p.

西海 功, 2013. 分子が明かす鳥の世界. *グリーン・パワー*, 2013(1-12): 22-23.

西海 功, 2012. 企画展: 鳥類の多様性—日本の鳥類研究の歴史と成果. *うえの*, (643): 40-42.

西海 功, 2012. 日本鳥学会 100 周年記念展示「鳥類の多様性—日本の鳥類研究の歴史と成果」企画概要. *日本鳥学会 100 周年記念行事 2012*, 36-37.

柳澤紀夫・平岡 考・西海 功・齋藤武馬・綿貫 豊・山崎剛史・池長裕史・川上和人 (編), 2012. 日本鳥類目録改訂第 7 版. 日本鳥学会. 438p.

西海 功, 2012. 鳥類の分類—DNA によ

る新知見と分類の行方．野鳥，7: 4-14.

〔産業財産権〕

○出願状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

データベース

BOLD systems 内 Public Data Portal

<http://www.boldsystems.org>

プロジェクト名：BJNSM: Birds of Japan,
NSMT

6．研究組織

(1)研究代表者

西海 功 (NISHIUMI, Isao)

独立行政法人国立科学博物館・動物研究
部・研究主幹

研究者番号：90290866

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

森 さやか (MORI, Sayaka)

独立行政法人国立科学博物館・分子生物多
様性研究資料センター・特定非常勤研究員

研究者番号：70623867