

機関番号：72641

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2009～2011

課題番号：20770070

研究課題名（和文）先島諸島の鳥類を用いた『島の規則』成立メカニズムの解明

研究課題名（英文）A Clarification of the Mechanism Underlying the Island Rule: A Case Study of the Birds of the Southern Ryukyus.

研究代表者

山崎 剛史 (YAMASAKI TAKESHI)

財団法人山階鳥類研究所自然誌研究室・研究員

研究者番号：70390755

研究成果の概要（和文）：

南部琉球（先島諸島）のハシブトガラスは、『島の規則』によく合致した地理的変異のパターンを示し、隣接する台湾に比べ、著しく体サイズが小型化している。本研究では、南部琉球の4つの島の集団を形態学・生態学・遺伝学的に調査し、祖先集団と仮定される台湾集団との比較を行った。南部琉球の島々は互いに非常に近接しているが、島間には大きな形態学的、生態学的、遺伝学的差異が見られた。これら4集団のうち、体サイズの小型化の程度が最も著しいのは、台湾の祖先集団と同様の生態的特徴を持つ集団であった。

研究成果の概要（英文）：

Corvus macrorhynchos is one example of species following the island rule. The southern Ryukyus population as a whole has a much smaller body size than the neighboring Taiwanese population. In this case study, I conducted morphological, ecological and genetic examinations on four island populations in the Southern Ryukyus and compared them with the putative ancestral population in Taiwan. Although the studied islands were located very close to each other, there were found remarkable differences in morphology, ecology and genetics. In the Southern Ryukyus, the most massively dwarfed was the population ecologically the most similar to the ancestral Taiwanese population.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2009年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2010年度	900,000	270,000	1,170,000
年度			
年度			
総計	3,300,000	990,000	4,290,000

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：進化、種分化、島の規則、体サイズ、鳥類

1. 研究開始当初の背景

(1) 研究の学術的背景

小島嶼に隔離された集団が、メインランド

の祖先集団と著しく異なる体サイズを示す現象は、さまざまな生物群で知られている。島嶼集団は、大型化している場合もあれば、逆に小型化している場合もある。島に入ると巨大化する種と矮小化する種の間には、どの

ような違いがあるのだろうか。無飛翔性の陸生哺乳類を対象にこの問題を研究した Lomolino (1985) は、“小型種は島に入ると大型化し、逆に大型種は小型化する”という傾向があることを示した。21 世紀に入って、鳥類、ヘビ、コウモリ、カメ等に関する研究が相次いで行われた結果、『島の規則』と呼ばれるこの経験則は陸生脊椎動物全般に成立することが明らかになった。

この経験則はどのようにして生じているのだろうか。関与が仮定されている要因には、生物多様性の減少に伴う種間競争の減少、空きニッチの増加、オプティマルサイズの存在、種内競争の激化、捕食者の欠如、資源の欠乏などがある。しかし、これまでのところ、研究の多くは、パターンとしての『島の規則』の成立を証明することに重点を置いていたため、要因論についての実証的な研究はまだほとんど行われていない。

(2) 八重山諸島のハシブトガラスを用いた予備調査

琉球列島南部に位置する先島諸島のうち、西南部を占める八重山諸島には、ハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* の一亜種であるオサハシブトガラス *C. m. osai* が分布している。本亜種は、隣接する台湾のタイワンハシブトガラス *C. m. colonorum* に比べ、著しく体サイズが小さい。これは、大型鳥類が小島嶼に入ると小型化するという『島の規則』によく合致した地理的変異のパターンである。

研究代表者は本研究を開始する前の予備調査として、八重山諸島内の 2 つの島（西表島・波照間島）でハシブトガラスを採集し、形態形質の調査を行った。その結果は驚くべきもので、両島のあいだを隔てる海峡はわずか 20km ほどの距離しかないにもかかわらず、これら 2 集団には明確な形態の差異が検出されたのである（骨学形質を用いた正準判別分析の結果、第 1 成分・第 2 成分のプロットで両者は完全に区別された）。また、波照間島の集団は西表島のものより体サイズが大きい傾向があった。この集団の体サイズは、タイワンハシブトガラスに比べると、若干小型であった。

この予備調査の結果は、台湾から八重山諸島にかけてのごく狭い領域の中に、大、中、小、少なくとも 3 タイプのカラスが生息していることを示しているが、これは体サイズの進化を研究するうえで理想的な状況である。これら 3 タイプのカラスの生態的特徴を比較することによって、『島の規則』の成立メカニズムに関する仮説を検証することが可能

になるからである。

2. 研究の目的

本研究の目的は、台湾および八重山諸島に分布するハシブトガラスに『島の規則』を成り立たせている要因が何なのかを明らかにすることである。

3. 研究の方法

(1) 形態形質の地理的変異パターンの解明

八重山諸島の石垣島、西表島、黒島、波照間島において、それぞれ 27 個体、39 個体、29 個体、27 個体（合計 122 個体）のハシブトガラスを採集した。これら 4 島は大きく環境が異なっており、石垣島・西表島には比較的大規模な森林が広がっているが（このうち西表島は森林の占める面積がとくに大きい）、黒島・波照間島には森林がほとんどなく、農耕地（牧草地またはキビ畑）が島内の大部分を占めている（このうち黒島はとくに森林面積が狭い）。

これら 122 個体のハシブトガラスについて、以下の 18 カ所の計測を実施した。

外部形態形質 8 カ所：1. 翼長、2. 最外側初列風切羽長、3. 尾長、4. 嘴長（鼻孔後端から嘴先端まで）、5. 嘴高（鼻孔後端で測定。下顎を含めない）、6. 嘴幅（鼻孔後端で測定）、7. 後趾の爪の長さ、8. 中趾の爪の長さ

骨格形質 10 カ所：1. 上顎骨長、2. 脳頭蓋長、3. 脳頭蓋幅、4. 涙骨間幅、5. 前頭骨最小幅、6. 上顎骨高（鼻孔前端で測定）、7. 下顎骨長、8. 上腕骨長、9. 大腿骨長、10. 足根中足骨長

なお、欠損値については Systat 11 ソフトウェアを用いて補完した。

単変量の解析については、オス・メスを別のデータセットとして扱い、SAS システムを用いて ANOVA を実施した。

多変量の解析については、やはりオス・メスを別のデータセットとして扱い、SAS システムによって正準判別分析を実施した。その際、測定値はすべて自然対数化した。

また、いくつかの測定値の組み合わせについては、二変量の解析として、Zar (1999) の方法による回帰直線の切片と傾きの差の検定

を行った。その際、オス・メスは別のデータセットとして扱い、測定値は自然対数化した。

(2) 環境利用の地理的変異パターンの解明

繁殖期1回(2010年4月)、非繁殖期2回(2009年1~2月、2009年11月)の合計3回のラインセンサスを石垣島・西表島・黒島・波照間島の各島で実施した。すべての調査は、午前9時から午後3時の晴天もしくは曇天時に行った。調査にはオートバイを用い、平均時速20kmでセンサスルートを行進した。森林または農耕地の環境において、ルートの両側50m以内にハシブトガラスが出現した場合には、その羽数と出現場所の高さを記録した。また、ラインセンサスとは別に各ルートを行進し、ルートの両側50mの範囲内に含まれる森林面積、農耕地面積を島ごとに記録した。

(3) 森林および農耕地での採餌メソッドの違い

カラス類には、いくつかの代表的な採餌メソッドがあるが、本研究ではそのうちとくにペッキング Pecking とプロービング Probing に注意を払った。

ペッキングは地面より上にある餌を目で見つまみ取る行動であり、プロービングは地面の下に嘴を差し込んで餌を引っ張り出す行動である。



これらの採餌メソッドの使用頻度が生息環境によって異なるかどうかを明らかにするため、石垣島・西表島・黒島・波照間島の森林環境および農耕地環境において、ハシブトガラスのビデオ撮影を行い、両メソッドの回数を数えた。ビデオの撮影は、2009年1~2月、11月、2010年4月に実施した。

(4) 遺伝解析

八重山諸島産の標本116個体(石垣島25個体、西表島47個体、黒島23個体、波照間島21個体)、台湾産の標本7個体について、mtDNAコントロール領域ドメインIの部分配列418塩基対を解読した。

4. 研究成果

上記の解析によって、主として以下の3点が明らかになった。

①八重山諸島のハシブトガラスは、島ごとに固有のハプロタイプを持っている。このことは島間の遺伝子流動が制限されていることを示している。

②大きな森林が広がる島(石垣島・西表島)と農耕地が面積の大部分を占める島(黒島・波照間島)のあいだには、ハシブトガラスの利用環境に明確な違いが見られた。石垣島や西表島では、島内に存在する農耕地の地上をハシブトガラスが利用することはほとんどないが、農耕地の島ではそうした環境を積極的に利用していることが明らかになった。

なお、八重山諸島のハシブトガラスの祖先と仮定される台湾集団においては、森林環境の利用がふつうであり、農耕地の地上では本種はほとんど観察されない。

③八重山諸島内部には、明確な体サイズの違いが存在する。測定した18個の形質のすべてにおいて、島間の有意な差が検出された(ANOVA, $P < 0.05$)。形態の違いは最も近接する2つの島(西表島と黒島。両者を隔てる海峡は10kmに満たない)のあいだで最も顕著であった。どの測定値においても西表島のものは値が小さく、黒島のものは値が大きい傾向が見られた。とくに、涙骨間幅、上顎骨高については差が激しく、雌雄ともにこれら2島のあいだでレンジがまったく重ならなかった。なお、残り2島(石垣島・波照間島)はいずれの測定値においても両者の中間のサイズを示していた。

正準判別分析の結果からもこれと同様の結論が導かれた。

これらの結果からは、森林の占める面積が最も広く、祖先集団と生息環境が最も類似した集団(西表島集団)において、体サイズの小型化が最も著しくなっていることが分かる。逆に、森林面積が最小であり、農耕地の地面を高頻度で利用するように変化した黒島の集団では、体サイズの小型化の程度が最も緩やかになっていることも明らかになった。

このパターンは、オプティマルサイズが存在するという仮説には不利な結果である。新たなニッチであり、島外から大量のエネルギーが流入している農耕地への進出がハシブトガラスの小型化を解除したことから考えると、

八重山諸島のハシブトガラスの小型化は主として資源の欠乏によってもたらされていたのかも知れない。

また、本研究では、『島の規則』にかかわる上記の結論以外に、下記の成果が得られた。

④ビデオ撮影による採餌メソッドの解析の結果、農耕地の地上を利用するハシブトガラスは、森林環境にいるハシブトガラスに比べ、プロービングの頻度が増していることが分かった。

⑤Kulemeyer *et al.* (2009)は、ヨーロッパのカラス科鳥類について、プロービング頻度の高いものは、ペッキング頻度が高いものに比べ、眼の位置がより横向きになる傾向があること（ペッキングで要求される両眼視が不要になるためとされる）、嘴がより長く、よりカーブする傾向があること（嘴で探索できる範囲を広げる効果があるためとされる）を証明した。

プロービングの頻度が増していると考えられる農耕地の島（黒島・波照間島）のカラスの頭骨は、二変量解析の結果、森林の島（石垣島・西表島）のものに比べ、有意に眼がより横向きになっており、嘴が長く、曲がっていることが証明された。

八重山諸島で農耕が始まったのはわずか900年ほど前のことだが、農耕地の島のハシブトガラスは新しく出現した環境に素早く適応し、行動と形態を変化させていることが明らかになった。

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）

〔学会発表〕（計4件）

① 山崎剛史. 骨から探る島の鳥の謎ーカラス骨格の島間変異. 沖縄県立博物館・美術館主催 博物館文化講座. 2011年2月19日. 沖縄県立博物館・美術館, 那覇.

② Yamasaki, T., Matsubara, H., & Kamigaichi, H. Human activity caused rapid ecological speciation of crows in the western Pacific islands. The 25th International Ornithological Congress. 23rd August 2011. Campos do Jordao, Brazil.

③ Yamasaki, T., Matsubara, H., & Kamigaichi, H. Human activity caused rapid

ecological speciation of crows in the western Pacific islands. Keio University GCOE symposium. How can we understand the wild logic? : Lessons from bird brain and behaviour. 10th March 2010. The Yamashina Institute for Ornithology, Abiko, Japan.

④ 山崎剛史・松原始・上開地宏美. 人類の環境改変が八重山諸島のカラスに適応放散を引き起こした. 日本鳥学会. 2009年9月20日. 北海道大学水産学部, 函館.

〔図書〕（計1件）

① 山崎剛史. 北海道大学出版会. カラスの自然史. 2010. 21-37.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山崎 剛史 (YAMASAKI TAKESHI)

財団法人山階鳥類研究所・自然誌研究室・研究員

研究者番号：70390755

(2) 研究分担者

()

研究者番号：

(3) 連携研究者

()

研究者番号：