

平成 30 年 6 月 23 日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K07192

研究課題名(和文)種分化研究の基盤整備に向けたニホンヤモリ種群の分類および全種系統樹の作成

研究課題名(英文)Taxonomy and comprehensive phylogeny of the Gekko japonicus species group as a basis for future study on speciation

研究代表者

戸田 守 (TODA, Mamoru)

琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授

研究者番号：40378534

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：ニホンヤモリ種群の分類と系統を見直した結果、日本と台湾の暫定未記載種5種は、分子・形態の側面から独立種として見なされるべきことが確かめられた。一方、大陸で新たに2つの隠蔽種の存在が示唆された。種群全体にわたる系統解析の結果、本種群はベトナムや中国南部に起源し、北に分布域を広げながら多様化したと推定された。また、日本・台湾からなる東アジア島嶼域には多数の系統が並行的に侵入したと考えられた。九州で飛び地分布する種の種内系統地理解析の結果、そのような分布は遺传的なものではなく、最近の分散によって形成されたと推定された。

研究成果の概要(英文)：My morphological and molecular phylogenetic analyses for Gekko japonicus species group corroborated independent species status of five putative undescribed forms in Japan and Taiwan. The latter analysis further revealed that the species occurring near southern limit of the whole geographic range were collectively older, suggesting this species group has originated in the southern part, then expanded its range to north with iterative speciation. The species in the insular regions were highly polyphyletic, suggesting parallel colonization by several clades and subsequent speciation. Disjunct distributions of a few species in Kyushu were also considered to be results of recent colonization.

研究分野：分類学

キーワード：ヤモリ属 分子系統 東アジア 爬虫類 二次的侵入 種分類

1. 研究開始当初の背景

ヤモリ属は、インドより東のアジア温帯域から熱帯域および西太平洋に分布する有鱗目ヤモリ科の一群で、およそ45種からなる。これらの種は系統的に異なる6つの種群に区分されている。そのなかで最も多様化しているのが、東アジア一帯に分布するニホンヤモリ種群であり、その種数は属全体のおよそ半数を占める。東アジアのなかでは、日本と台湾を含む島嶼域で特に種多様性が高く、未記載種と考えられているフォームも併せると11種がこの地域に分布する。その多くは一部の島嶼群に固有であることから、本グループの多様化にこの地域の島嶼化が強く関与してきたことがうかがえる。

ニホンヤモリ種群に含まれる種の分布についてもう一つ注目すべきことは、九州や台湾において、特に地理的障壁がみあたらない場所で種が突然置き換わることである(図1)。このような側所的分布は、一見側所的種分化の結果のようにみえるが、地理的に隣り合う種同士は必ずしも互いに近縁なわけではなく、これらの側所性は種の二次的接触の結果と考えられる。このように系統が異なる複数の種が、排他的でかつ地理的に入り組んだ分布を示す例は南西諸島のなかの隣接した島々のなかでも見られ、種の二次的接触があったことを支持している。

さらに別の観点から彼らの特徴づけるものとして、種間の自然交雑が頻繁にみられる点を挙げるができる。これまでに行われた遺伝学的研究により5つもの種の組み合わせで交雑が確認あるいは示唆されており、種の接触域ではしばしば交雑帯が形成されていることが分かっている。これらの状況から、本属のヤモリは、おそらくは適度に高い海越え分散能力を有するために、島嶼部に複数の系統が繰り返し侵入することで種分化が促進され、また一方で、二次的接触も頻繁に起こるため、種間交雑も頻繁に生じるというシナリオを描くことができる。

一方、最近の研究によれば、これら島嶼部のヤモリはオスの求愛コールを通して種認識を行い、それが不完全な場合に種間交雑が起こる可能性が指摘されている。もし、この

ことが大陸の種にも広く当てはまるのであれば、求愛コールの変異や進化的変化を島嶼部への集団の侵入の歴史と重ね合わせることで、島嶼部における本属の多様化のプロセスとメカニズムをよりよく理解できる可能性がある。すなわち、分散による二次的隔離と二次的接触が頻繁に起こるなかで、どのようにして固有化と交雑という一見矛盾する事象がともに起きてきたのかという疑問に答える糸口として、求愛コールの進化の復元は極めて有望である。

このように、ニホンヤモリ種群は、島嶼部における陸生生物の多様化のメカニズムを紐解くうえで非常に興味深い研究対象であるが、これまでに出版されている分散や種間の二次的接触の仮説はあくまでも東アジア島嶼域の種や集団の分析に基づく暫定的なものであり、より妥当な分散・分化史の復元、さらには求愛コールの進化史復元のためには大陸の種も含めた包括的な系統情報が必要である。また、系統復元や形質の進化史復元のため、その基礎となる種分類の整理も不可欠である。

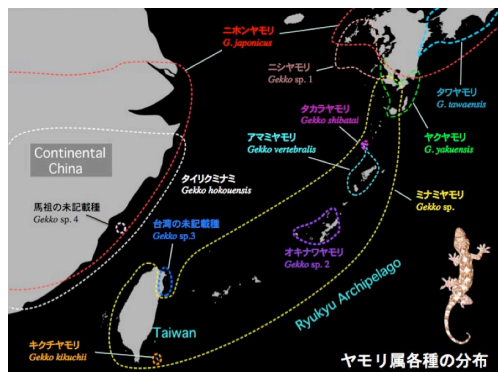
2. 研究の目的

本研究では、島嶼における陸生生物の種分化・多様化のプロセスを解明するための研究対象として極めて有望なニホンヤモリ種群について、その分類を整理し、系統を明らかにすることを目的とする。その達成のために次の3つの項目を設ける。それはすなわち、1) 分類学的な帰属が未解決なタクソンの位置づけを確定して種分類の整理を行うこと、2) 大陸産の種を含めた既知種全種を対象に堅固な系統樹を構築して多様化の歴史を復元すること、3) 遺伝的なアプローチにより、九州で飛び地分布する3種の集団の由来を明らかにして、それらの種の2次接触の経緯を推定することである。これにより、適切に認識されたタクソン、あるいは種内の集団を末端群とする系統情報を提出し、今後の進化学・種分化学的研究の基盤整備を図るものとする。

3. 研究の方法

(1) 種分類に関しては、九州西部と沖縄諸島のそれぞれから知られている暫定未記載種2フォームと台湾の2フォーム、および大陸のものと分割すべき日本・台湾のミナミヤモリ集団を対象に、形態変異分析とDNA解析により、種としての独立性を検証する。それぞれ、これまでの研究で収集した標本およびデータ(あるいは収集予定)の標本と比較・分析し、最終的な分類学的結論を結んで論文にまとめる。

(2) 中国およびベトナムの研究者と連携し、中国産の13種とベトナム産の4種の組織サンプルからDNAを抽出し、日本および台湾の種と併せて配列変異分析を行う。その際、大



東アジア島嶼域におけるヤモリ属の分布

陸内で広い分布域をもつ種に関しては複数の地点から得たサンプルを分析に含め、特に際だった地理的変異が認められたものに関しては、種分類の問題に立ち返って検討する。これにより、ニホンヤモリ種群に含まれる種タクソンを全て洗い出し、網羅的な系統樹とする。

解析には、国産種を対象とした系統解析で高い解像度が得られているミトコンドリアDNAのおよそ2700塩基対の情報を基調に、ヤモリ類を対象とした先行研究で使われている核DNAも併用する。組織片からDNAを抽出し、PCR増幅を経て配列を決定し、系統樹を描く。外群には、先行研究でニホンヤモリ種群との近縁性が確かめられている同属種、および近縁な別属のヤモリを用いる。

(3)九州南部に分布の中心を持ちながら、長崎県の島嶼に飛び地分布することが分かってきたミナミヤモリとヤクヤモリ、やはり鹿児島県と長崎県に飛び地分布するニシヤモリを対象に集団遺伝学的解析を行い、これらの集団の由来を推定して、各地域における種間の二次的接触の歴史を復元する。分析には、2種類の遺伝子マーカー（ミトコンドリアDNAとマイクロサテライト）を用いる。得られたデータをもとに、「分散」と「遺存」の可能性を想定して解析を行う。これまでに収集済みの手元のサンプルに加え、甌島など鹿児島県の数地点、五島列島、崎戸諸島、長崎半島近傍の無人島など長崎県の数地点で新たに標本採集を行い、分析に供する。

4. 研究成果

日本と台湾から知られている暫定未記載種4フォームに関しては、下に示す分子系統解析の結果からも、それぞれ独立したタクソンと見なされるべきものであることが確かめられた。また、形態変異分析により、それぞれの種を特徴付ける形質についても概ね整理できた。また、九州から南西諸島・台湾を経て中国東部にまで分布するとされているミナミヤモリは単系統にはならず、大陸の集団と島嶼部の集団は遺伝的に著しく異質であり、それぞれ別の種と近縁であることが示された。また、両者は頭部の鱗の状態により区別可能であり、形態学的側面からも異なる種として認識されるべきものであることが分かった。一方、分子系統解析では、大陸で比較的広域に分布する種のうちの2つで、地域サンプル間に大きな異質性がみられ、他の種に対して側系統性を示したことから、それらのなかに隠蔽種が含まれている可能性が初めて示唆された。

大陸産の種を加え、暫定未記載種を含むほぼ全種を対象とした分子系統解析を行った結果、少なくともミトコンドリアDNAに基づく解析では、ごく一部の枝を除き、非常に解像度の高い系統樹が得られた。核DNAに関しては、先行研究によりシングル・コピーとされている複数の遺伝子座について新たにプライマー

を開発して長鎖の断片を増幅し、配列を決定して系統解析を行った。その結果得られた系統樹は、全てにわたって解像度が高かったわけではないものの、主な樹形はミトコンドリアDNAの解析結果と概ね一致した。これにより、ヤモリ属ニホンヤモリ種群の網羅的かつ堅固な系統樹を得ることができた。

それによると、本種群は、中国南東部からベトナムにかけて分布するシナヤモリとその近縁種からなるクレードと、それ以外の種からなるクレードに大別された。後者はさらに、ベトナムに分布する種とそれ以外のサブクレードに分岐した。また、後者のサブクレードは、ベトナムにいる別の種と残り種に大別され、中国の中部以北、台湾、日本の種は全て後者に含まれた。また、日本と台湾からなる東アジア島嶼域の種は5つないし6つのサブクレードに分かれ、そのほとんどが大陸に近縁な種を持っていた。これらの結果から、ニホンヤモリ種群は、現在の本種群全体の分布域の南端付近に生じ、種分化を繰り返しながら北に分布を広げたと推定される。また、東アジア島嶼域には、複数の系統群が並行的に侵入したことが改めて確認された。また、その中の一部はその後さらに分散により分布を広げ、さらなる分化を遂げたと推定された。このように、この東アジア島嶼域では、二次的分散とそれに続く分化、それらの結果としての種の二次的接触が繰り返し起こってきたことが明らかになった。

九州において飛び地分布するミナミヤモリとヤクヤモリについては、長崎の集団は鹿児島県の一部のものと遺伝的にほとんど違いがなく、最近の分散によって生じたものと推定された。一方、ニシヤモリに関しては、野外調査により、崎戸諸島では島によってミナミヤモリと排他的に分布すること、従来ニシヤモリだけが分布するとされていた甌島で一部ニホンヤモリとの接触が生じていることが明らかになったが、各地の集団の由来については、十分に明らかにすることができなかった。

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)

[雑誌論文] (計1件)

1. 岡本康汰・大多和朋紀・戸田守・城野哲平. 2017. 甌島列島のヤモリ相と同列島からのニホンヤモリの初記録. 爬虫両棲類学会報 2017(1): 43-47.

[学会発表] (計4件)

1. 城野哲平・戸田守・Li DING・岡本卓・Tao T. Nguyen・Truong Q. Nguyen・Yezhong Tang. ニホンヤモリ種群の鳴き声の種特異的パターンによる種認識機構の多回喪失. 日本動物行動学関連学会・研究会合同学会. 2017年

2. 城野哲平・戸田守

ヤモリ属における種特異的パターンをもたない求愛コールの意味の検証. 第56回日本爬虫両棲類学会(熊本大学) 2017年

3. Jono, T., Toda, M., Ding, L., Nguyen T. T., Okamoto, T., Nguyen, Q. T., Tang, Y.-Z. Multiple evolutionary loss of acoustic species recognition in gecko lizards. The 22nd World Congress of Zoology. Okinawa, 15-19, Nov. 2016

4. 戸田守・城野哲平・ディン=リー・タン=イエツオン・グエン=クアン=タオ・グエン=クアン=チュオン・木村亮介
分子データに基づくニホンヤモリ種群の系統推定と生物地理. 第54回日本爬虫両棲類学会(東邦大学) 2015年

[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]

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

戸田 守 (TODA, Mamoru)
琉球大学・熱帯生物圏研究センター・准教授
研究者番号：40378534

(2) 研究分担者

()

研究者番号：

(3) 連携研究者

()

研究者番号：

(4) 研究協力者

城野 哲平 (JONO, Teppei)
琉球大学・熱帯生物圏研究センター