

平成 31 年 4 月 26 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16H04737

研究課題名(和文)人為的環境変化によるリュウキュウコノハズク二系統の同所化と浸透性交雑に関する研究

研究課題名(英文) Secondary contact and introgressive hybridization of two genetical strains of the Ryukyu Scops Owl in relation to environmental modification

研究代表者

高木 昌興 (Takagi, Masaoki)

北海道大学・理学研究院・教授

研究者番号：70311917

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,400,000円

研究成果の概要(和文)：リュウキュウコノハズクの鳴き声の特徴が、ケラマ海裂を境に北系統と南系統に分けられることを発見した。遺伝解析は、その二系統が分岐から約150万年を経ており、北系統は小型、南系統は大型で外部形態にも顕著な違いを確認した。それぞれは進化的に重要な単位(ESU)といえる。現在、沖縄島では北系統が優占するが、南系統の同所的生息が確認された。沖縄島では両系統が互いに交配し、戻し交配による浸透交雑が進んだ結果、鳴き声や形態形質は中間的となっていると推察された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

二系統は種レベルの遺伝的差異を蓄積していることから、ケラマ海裂による分断種分化した状態にあると結論できる。現時点での沖縄島における二系統の同所的生息は、人為的環境変化、特に森林伐採が南系統の沖縄島へ侵入を可能にした結果である。この二次的同所化は、人為的環境が地史的経過による進化の産物であるESUを壊す可能性について考える契機を与えた。さらに今後他種で二次的同所化が生じた際の集められるべきデータのあり方を示す。

研究成果の概要(英文)：We detected that hoots of Ryukyu Scops Owls differed between northern (Northern strain) and southern islands (southern strain), which are divided by the Kerama Gap. Genetical analyses revealed that the two strains had 1.5 million divergence history. Individuals in northern strain were significantly smaller than in southern strain. Both strains were evolutionary significant unit (ESU) in each other. Individuals in Northern strain mainly occupied Okinawa Island, but those in Southern strain are occurred sympatrically. Pairing between different strains are occurred frequently, and the hybrid offspring have external morphological and hoots characteristics intermediate between those of Northern and Southern strains. It was inferred that genetic introgression had already been advanced between two strains.

研究分野：保全生態学

キーワード：リュウキュウコノハズク 種分化 分布域変化 異所性 同所性 交雑 進化的に重要な単位 亜種

1. 研究開始当初の背景

フクロウ科 Strigidae の種数の増加は、近年目覚ましく 1999 年の 194 種から 10 年で 19 種が増加し、213 種となった。その後も 6 種が増加した。増加の要因は鳴き声の精査をきっかけに、外部形態の再検討と遺伝解析が進んだことにある。

申請者は、小型のフクロウであるリュウキュウコノハズク *Otus elegans* の鳴き声の特徴が、南西諸島の中央に位置するケラマ海裂を境に明瞭に異なる 2 つのグループ、すなわち北系統と南系統に分けられることを発見した。さらに、それぞれのグループは分岐から約 150 万年を経た種レベルの遺伝的差異を蓄積し、北系統は小型、南系統は大型で外部形態にも顕著な違いを確認した。ケラマ海裂による琉球列島弧の分断の歴史は 500-160 万年と推定され、リュウキュウコノハズクの 2 系統は分断分布による種分化の一例といえる。この研究過程で、分断分布に矛盾する例を確認した。伊平屋・伊是名・久米島はケラマ海裂の北側に位置するにも関わらず、南系統だけが分布する。また、同様にケラマ海裂の北側に位置する沖縄島では、北系統が優占するが南系統も生息し、南系統と北系統のつがいが確認された。150 万年におよぶ地史的時間スケールで種レベルの分化を遂げた 2 系統が、なぜ今になって侵入、同所的になったのか、これまでも侵入が続いていたにもかかわらず定着できなかったのか、交雑の程度はどのくらいに及んでいるのか、大きな疑問である。申請者は、フクロウ類の鳴き声が生得的で変化しないことと、人為的環境変化が巣場所を巡る競合という生物間相互作用を変化させたことが、生態学的時間スケールでの二次的な同所化を招いたという考えに至った。

2. 研究の目的

南西諸島に分布するリュウキュウコノハズクは、種レベルの遺伝的差異を蓄積した南北二系統に分けられた。それぞれが進化的に重要な単位 (ESU) といえる。しかし、沖縄島には北系統が優占するものの南系統の同所的な生息が確認された。本研究では、この二系統間に生じる交雑、同類交配、配偶者選択、移動分散など、生態学的諸側面を一貫して解明することにより、ESU の実質的な意義を明確にすることを目的とする。加えて、過去から現在にわたり個体群の追跡を行っている南大東島のリュウキュウコノハズク個体群については、マイクロサテライト解析による遺伝構造の解明に加え、免疫に関わる遺伝子 Major Histocompatibility Complex (MHC) を用いて配偶者選択の機構をより深く探索する。

3. 研究の方法

形態・行動・生態

沖縄島で浸透交雑が進んでいる場合、沖縄島に生息している個体は中間的な形質になっていると推察される。そこで捕獲が比較的容易な雄のリュウキュウコノハズク対象に、外部形態計測値と広告声を比較した。ミトコンドリア DNA-COI 領域により南北系統を区分し、両系統が同所的に生息している沖縄島におけるそれぞれの系統、北系統だけが生息している奄美大島と徳之島、南系統だけが生息している先島諸島の 4 区分で比較を行った。

沖縄島にはリュウキュウコノハズクと同属で 1.5 倍ほどの大きさの亜種リュウキュウオオコノハズクが生息している。巣穴を巡る争いがあると推定されるので、穴のサイズで営巣が制限されるのかどうかを確かめるため、入り口直径約 6cm (S 巣箱)、約 7cm (M 巣箱)、約 10cm (L 巣箱) の巣箱を架設し、南北二系統、およびオオコノハズクによる利用頻度比較した。リュウキュウコノハズクとオオコノハズクを巣箱に閉じ込め、S・M 巣箱の穴から出ることができるかを確かめた。

フクロウ類の広告声は生得的であり、生得的な広告声は進化的な単位として機能することが示唆されている。もしある地域に他地域から雄が移入したとしても、移入雄の広告声が移入先の地域のもものと異なると雌は反応せず、異なる地域に由来する個体間の交雑は生じないと考えられる。特徴が異なる南北系統の鳴き声の違いが、配偶行動に関係しているか確かめるために、異なる系統の鳴き声を聞かせるプレイバック実験を行った。異系統、同系統のつがいの繁殖成功を比較した。南北系統の交流の可能性について検討するため、夏鳥として繁殖している可能性が高い中之島におけるリュウキュウコノハズクに GPS データロガーを装着し、越冬先の解明を試みた。

遺伝解析

マイクロサテライト解析を行なった。遺伝子を用いた空間構造の解析には、コンピュータプログラム STRUCTURE を用いた。遺伝構造の差異から各島の個体群の空間構造を推定し、進化的な重要な単位の検出を目指した。

南大東島における詳細な遺伝構造

南大東島においては十分な個体数のデータが得られたので詳細な遺伝構造の解析を試みた。遺伝的構造には多くの要因が元になって生じる。それゆえ遺伝的構造を作り出す過程は複数の側面から同時に検討されるべきである。そこで海洋島として隔離され、小面積の南大東島において、詳細なスケールでの遺伝構造の記述を行った。構造を作り出す基礎として考慮したのは、距離による隔離・環境適応による隔離・同類交配の3側面である。

南大東島における遺伝的特徴と生存の関係

免疫に関わる遺伝子 Major Histocompatibility Complex (MHC) をもとにつがい相手を選ぶことで、選ぶ側は遺伝的な利益(間接利益)を得ると考えられている。特定のアリルを持つ相手や、自身の遺伝子型と適切な組み合わせの遺伝子型を持つ相手とつがうことで、生まれる子の免疫機能が強化され、子の適応度向上が期待されるからである。これまでの研究で個体の MHC の遺伝子型とその個体自身の適応度成分との関連は見出されてきた。しかし、MHC による配偶者選択の間接利益を直接的に示すには、配偶者選択の判断基準において好ましい配偶者(例えば、免疫遺伝子の違いが大きい個体など)を選んだ親の子の適応度向上が期待されることを示さなければならない。本解析では、南大東島で繁殖したつがいの MHC classII exon2 の塩基配列を次世代シーケンサーで決定した。個体がもつ MHC アリルのアミノ酸置換数から個体間の MHC の類似度を求め、実際のつがいと、ランダムに作出した仮想つがいの類似度を比較した。さらに、これらのつがいの子の生存履歴を記録し、標識再捕獲モデルで生存率に対する親の MHC 類似度の影響を評価した。過去の調査から生涯繁殖成功を記録できた個体のデータを用い、生涯繁殖成功と寿命の相関関係の有無を検討した。

4. 研究成果

形態・行動・生態

沖縄島の北系統の体サイズは小さく、高い広告声を持つものの、北系統だけが生息している島々よりは体サイズは大きく、低い広告声を持っていた。一方、沖縄島の南系統の体サイズは大きく、低い広告声を持つものの、南系統だけが生息している島々よりは体サイズは小さく、高い広告声を持っていた。つまり、両系統が同所的に生息している沖縄島におけるそれぞれの系統の形態形質と広告声の特徴は共に、北系統だけが生息している奄美大島と徳之島と南系統だけが生息している先島諸島の中間的であった。

オオコノハズクは、S と M 巣箱を利用せず L 巣箱だけを選択的に利用した。南系統では、M 巣箱の利用頻度が高い傾向にあったが、サンプル数が少なく有意な違いを検出するには至らなかった。

リュウキュウノコハズクとオオコノハズクを巣箱に閉じ込め、S 巣箱と M 巣箱の穴から脱出できるか確かめた。オオコノハズクは巣箱から出ることができなかった。リュウキュウノコハズクは南北系統ともに S 巣箱と M 巣箱の双方から出ることができたものの、自発的に出ることではなく実験としては不成立となった。宮古島におけるリュウキュウノコハズクは同様の実験を行うと即、穴から外に出る行動を行う。本来の生息地である南部に生息している南系統と二次的に侵入した沖縄島の南系統では、巣穴の出入り行動に何らかの違いがあるのかもしれない。

北系統で小型リュウキュウノコハズクは、ノグチゲラの古巣(直径約 6cm)に営巣することで、同所性で大型のオオコノハズクとの自然樹洞の競合を回避してきたと推定している。一方、大型の南系統はノグチゲラの古巣を利用できず、大きな巣穴はオオコノハズクに占有され、沖縄島には定着できなかったと想定している。戦争前後に沖縄では樹木が大量伐採されノグチゲラが激減し古巣も減少した。その後のモクマオウの大量移植は、大きな樹洞の利用可能性飛躍的に高め、大型の南系統のリュウキュウノコハズクの定着を可能にしたと考えられる。しかし、現時点ではこの仮説の妥当性を検証するにはデータが不足し、結論を得るには至らなかった。

異系統、同系統のつがいの繁殖成功を比較した。繁殖失敗例はなく、系統不一致による繁殖成績の低下も確認できなかった。巣箱における繁殖つがい数が不十分で、統計検定に至らなかった。今後、さらに検討個体数を多くすることで確実な結果を得る必要がある。南系統の移入が過去から現在まで続いたとしても、戻し交配により遺伝子浸透が生じている可能性は非常に高い。外部形態形質と広告声の中間的性質が遺伝子浸透の現状を強く示唆している。つまり、COI によって異なる系統として扱っている南北系統は、すでに戻し交配が進んだ上での両系統であるとすると、異系交配の結果に顕著な差は見られないのかもしれない。

プレイバック実験により、南北系統はそれぞれの声にはより早く反応するが、異なる系統の声への反応は遅い傾向が認められた。鳴き声を流し続けることで反応を引く出すことは可能であった。これは雄が異質な声に対して、排斥行動をとるべきかどうか、逡巡している状況を表しているものと推察される。個体群内の雄間では短時間で

強い反応を示す傾向を考えると、異なるものとの認識が存在したのかもしれない。また、配偶可能性について明らかにするためには、雌が異なる系統の鳴き声の個体と配偶するかどうかを査定することも重要である。しかし雌だけに鳴き声を聞かせることは野外では不可能である。今後、飼育実験も視野に入れ実験を行う必要がある。

移動分散、および配偶者選択の過程を衛星追跡 GPS により解明する予定であったが、改定された国内の電波法により、小型アルゴス GPS の輸入が許可されず実施できなかった。その代わりとして、GPS データロガーを用いた。調査対象とした個体群は留鳥性とされているが、冬季には観察されなくなるとの情報がある中之島個体群である。装着した個体の 8 割を回収した。しかし、イギリスの GPS メーカーの経験に従って採用した機器は、全てリュウキュウコノハズクによって破壊されており、データの収集には至らなかった。

遺伝解析

STRUCTURE 解析から南西諸島のリュウキュウコノハズクの分集団数は 5 つとするのが妥当である結果が得られた。遺伝的構造として明確なグループを形成したのは、南大東島、伊是名島・伊平屋島、宮古島、波照間島とそれ以外となった。つまり、それぞれに独自のグループを構成する南大東島、伊是名島・伊平屋島、宮古島、波照間島は、単独、もしくは近接する 2 島で独立しており、空間的な構造を持っているといえる。これはそれぞれが過去数万年レベルで隔離されている可能性、もしくは近年個体群を確立した可能性を示唆する。

一方、伊是名島・伊平屋島を除外し、沖縄島よりも北に位置している島々の個体は、一部を除いて単一のグループに属した。南に位置する石垣島、西表島、与那国島の多くの個体は、確率的には北系統と同一のものに区分され、一部に宮古島や波照間島の系統が含まれる構造をなしていた。つまり、ミトコンドリア DNA-COI 領域で認められた南北系統の区分は、マイクロサテライト解析と必ずしも一致しなかった。両遺伝解析の時間スケールの間を埋めるために、ミトコンドリア DNA-調節領域を加え、現在解析中である。

伊平屋島・伊是名島の個体群が、琉球列島のどの島の個体群にも帰属しないことが示されたことは特に重要である。この島嶼の各個体は、COI 領域の解析では例外なく南系統に属すが、マイクロサテライト解析の結果は他の島々に帰属を同じにする個体群が存在しないことを明らかにした。伊平屋島と伊是名島の個体群は、北系統と南系統が分岐した後、比較的早い段階で南系統から分化した個体群の可能性がある。帰属を同じくする個体は他の島々からすでに絶滅したと推察される。伊平屋島・伊是名島の個体群は、現在のケラマ海峡によって数万年の時間経過で隔離されてきた可能性が高く ESU といえる。波照間島は最も近く西表島から地理的にもある程度隔離されており、空間構造を鑑みるとやはり ESU としての存在意義があるものの、西表島や石垣島がソース個体群となっている可能性もあるので、今後さらに解析を進める必要がある。宮古島も空間構造を伴った特徴を有しているが、宮古島の大多数を占める特有のタイプは石垣島や西表島にも少数見られる。宮古島は樹林地の少なさから、八重山方面からの移入による個体群の可能性もある。

南大東島における詳細な遺伝構造

空間主成分分析により空間自己相関構造が、雌には検出されず、雄において確認された。主成分判別分析と STRUCTURE 解析から、南大東個体群は遺伝的に異なる 6 つのグループに分けられた。このようなクラスタリングは血縁度と関係しており、距離による隔離と血縁係が遺伝的構造に影響する最も重要な要因と考えられた。雄と雌の分散の性差がこの構造の要因を解明する鍵であり、今後は実際の分散過程を行動学的に解明することが重要である。

南大東島における遺伝的特徴と生存の関係

MHC 解析の結果から、リュウキュウコノハズクは MHC の異なる個体を配偶者として選択していた。また MHC の異なる両親の子の生存率は高く、長生きする個体はより多くの子供を残すことが判明した。この結果から、南大東島のリュウキュウコノハズクは、MHC による配偶者選択を行うことで適応度の高い子を残すことができることが示唆された。これは野外鳥類で MHC による配偶者選択の間接利益の確証を次世代データから得た世界で初めての事例である。

まとめ

分断分布によって種レベルの遺伝的差異を蓄積した二系統は、系統学的種概念にしたがえば、種として認識されるものである。現時点での沖縄島における二系統の同所的生息は、人為的環境改変、特に森林伐採が南系統の沖縄島へ侵入を可能にした二次的同所化と推察される。人為的環境が地史的な時間経過による進化の産物である二系統の独立性を崩壊させる可能を持っている。沖縄島における浸透交雑の状況は、配偶前

隔離、配偶後隔離機構ともに働いていない可能性を示唆する。つまり生物学的種概念に照らす場合、交配可能性は同種と認識されることから、現状が軽視される可能性がある。今後も沖縄島の二系統の交雑個体群を遺伝、形態、行動など多様な観点から情報を収集し、追跡調査することが重要である。本研究は、種や ESU といった保全の単位のあり方により深い洞察を与えるものであり、他でも生じるうる人為的環境変化に伴う近縁種の二次的同所化の際に集められるべきデータや考察方法を示している。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 13 件)

- (1) Kana Akatani, Masaoki Takagi (2019) Remigial and rectricial molt sequences in a captive Ryukyu Scops-Owl. *Wilson Journal of Ornithology*. in press. [査読有り]
- (2) Shingo Uemura, Ayumu Hamachi, Kunihiro Nakachi, Masaoki Takagi (2019) First tracking of post-breeding migration of the Ruddy Kingfisher *Halcyon coromanda* by GPS data logger. *Ornithological Science*. in press. [査読有り]
- (3) Yuusuke Nishida, Masaoki Masaoki (2019) Male bull-headed shrikes use food caches to improve their condition-dependent song performance and mating success. *Animal Behaviour*. in press. [査読有り]
- (4) Kana Akatani, Masaoki Takagi (2019) The onset of breeding behaviours in a captive male Ryukyu Scops Owl. *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 140: 125-128. [査読有り]
- (5) Akira Sawada, Tetsuya Iwasaki, Masaoki Takagi (2019) Fine-scale spatial genetic structure in the Minami-daito Island population of the Ryukyu scops owl *Otus elegans*. *Journal of Zoology* 307: 159-166. <https://doi.org/10.1111/jzo.12634> [査読有り] 巻頭論文・表紙写真採択
- (6) Takagi Masaoki (2018) Vocalizations of the Ryukyu Scops Owl: individually recognisable and stable. *Bioacoustics*. <https://doi.org/10.1080/09524622.2018.1539925> [査読有り]
- (7) Yusuke Nishida, Takagi Masaoki (2018) Song performance is a condition-dependent dynamic trait honestly indicating the quality of paternal care in the Bull-headed Shrike. *Journal of Avian Biology* 49: e01794 <https://doi.org/10.1111/jav.01794> [査読有り]
- (8) Liu B, Alström P, Olsson U, Fjeldså J, Quan Q, Roselaar KCS, Saitoh T, Yao C, Yan Hao Y, Wang W, Qu Y, Fumin Lei F (2017). Explosive radiation and spatial expansion across the cold environments of the Old World in an avian family. *Ecology and Evolution*. 2017; 00:1–12. [査読有り]
- (9) Matsui Shin, Takagi Masaoki (2017) Habitat selection by the Bull-headed Shrike *Lanius bucephalus* on the Daito Islands at the southwestern limit of its breeding range. *Ornithological Science* 16: 79-86. [査読有り]
- (10) Sawada Akira, Yamasaki Takeshi, Iwami Yasuko, Takagi Masaoki (2017) Distinctive features of the skull of the Ryukyu Scops Owl from Minami-daito Island, revealed by computed tomography scanning. *Ornithological Science* 17: 45-54. [査読有り]
- (11) Sawada Junpei, Takagi Masaoki (2017) Nest and roost characteristics of the Ruddy-breasted Crane *Porzana fusca* on Minami-daito Island. *Ornithological Science* 17: 109-112. [査読有り]
- (12) Spiridonova LN, Valchuk OP, Red'kin Ya A, Saitoh T, Kryukov AP (2017). Phylogeography and demographic history of the Siberian rubythroat (*Luscinia calliope*) according to mtDNA data. *Russian Journal of Genetics* 53: 885-902. [査読有り]
- (13) Round PD, Pierce AJ, Saitoh T, Shigeta Y (2016). Addition of Kamchatka Leaf Warbler *Phylloscopus examinandus* and Sakhalin Leaf Warbler *P. borealoides* to Thailand's Avifauna. *Bulletin of the Japanese Bird Banding Association* 28: 9-21. [査読有り]

〔学会発表〕(計 15 件)

- (1) 澤田 明・安藤温子・高木昌興 (2019) 免疫遺伝子が異なる両親の仔は長生きする: MHC による配偶者選択の間接利益の確証. 日本生態学会第 66 回全国大会.
- (2) 小野遥・澤田 明・高木昌興 (2018) 南大東島におけるリュウキュウコノハズクのなわばり定着様式の検討. 日本鳥学会 2018 年度新潟大会.
- (3) 小野遥・澤田 明・高木昌興 (2018) 攻撃的なダイトウコノハズクほど、より良いなわばりをかまえられるか. 日本生態学会 2018 年度北海道地区大会.
- (4) 植村慎吾・高木昌興 (2018) 感覚便乗による鳥の声の地理的変異は交配前隔離の機構としてはたらく. 日本生態学会 2018 年度北海道地区大会.
- (5) Saitoh T (2018) DNA Barcoding of Japanese birds— An analysis of 234 Japanese breeding species—. Workshop on Myanmar Biodiversity and Wildlife Conservation (27-28 November 2018), University of Yangon, Yangon, Myanmar.

- (6) 高木昌興 (2018) リュウキュウコノハズクの鳴き声の個性と安定性の立証. 日本鳥学会 2018 年度新潟大会.
- (7) 齋藤武馬・杉田典正・坂本大地・西海功 (2017) 第 9 回テーマ別講習会：鳥類研究のための DNA バーコーディング. 日本鳥学会企画「鳥の学校」(2017 年 18-19 日), 国立科学博物館筑波研究施設. (齋藤武馬-講習会講師)
- (8) 澤田 明・安藤温子・高木昌興 (2017) 主要組織適合遺伝子複合体(MHC)にもとづく亜種ダイトウコノハズクの配偶者選択. 日本鳥学会 2017 年度筑波大会.
- (9) 澤田純平・岩崎哲也・中西啄実・高木昌興 (2017) ダイトウコノハズクの育雛期における採餌環境利用様式. 日本鳥学会 2017 年度筑波大会.
- (10) 永井秀弥・高木昌興・澤田 明 (2016) 南大東島におけるリュウキュウコノハズクの FRP 製巣箱への誘致と繁殖成功. 日本鳥学会 2017 年度筑波大会.
- (11) 岩崎哲也・松尾太郎・赤谷加奈・松井普・高木昌興 (2016) ダイトウコノハズクの巣内雛の成長様式. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.
- (12) 澤田 明・山崎剛史・岩見恭子・高木昌興 (2016) 南大東島に隔離された亜種ダイトウコノハズクの形態的特徴：頭骨の幾何学的形態測定からわかったこと. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.
- (13) 齋藤武馬 (2016) 日本産鳥類の種と亜種について DNA から調べる. 日本鳥学会自由集会(W19) 日本列島の種と亜種の分布を問い直す. 日本鳥学会 2016 年度大会札幌大会.
- (14) 高木昌興・山崎剛史・齋藤武馬 (2016) 日本列島の種と亜種の分布を問い直す種分化メカニズムの理解に向けて. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.
- (15) 高木昌興 (2016) 種分化に関する概論. 日本鳥学会 2016 年度札幌大会.

〔図書〕(計 9 件)

- (1) 江口和洋・高木昌興 (編著) (2018) 鳥類の生活史と環境適応. P275. 北海道大学出版会. 札幌.
- (2) 松井 晋・高木昌興 (2018) 太平洋に浮かぶ海洋島に移り棲んだモズ. [水田 拓・高木昌興編] 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. 海游舎. P152-165. 東京.
- (3) 水田 拓・高木昌興 (編著) (2018) 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. P443. 海游舎. 東京.
- (4) 永井秀弥・澤田 明・澤田純平・高木昌興 (2018) ダイトウコノハズクの健全な育雛を実現する FRP 製巣箱の改良と繁殖のモニタリング. 自然保護助成基金成果報告書 27: 119-126.
- (5) 齋藤武馬・森本 元 (監修), マット・メリット (著) (2018) My Picture Book 世界の鳥. P 110. 青幻社, 京都.
- (6) 齋藤武馬・西海 功 (2018) 南西諸島の鳥類の系統と分類. [水田 拓・高木昌興 編著] 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. P 2-21. 海游舎. 東京.
- (7) 高木昌興・齋藤武馬・植村慎吾・浜地 歩・澤田 明 (2018) 進化的に重要な単位(ESU)である伊平屋・伊是名島のリュウキュウコノハズク個体群の現状把握と基礎生態. 自然保護助成基金成果報告書 26: 33-40.
- (8) 高木昌興 (2018) 島嶼における鳥類の生活史形質の共通性. [江口和洋・高木昌興 編著] 鳥類の生活史と環境適応. P 175-191. 北海道大学出版会. 札幌.
- (9) 高木昌興 (2018) 鳴き声から探る南西諸島の生物地理-リュウキュウコノハズク-. P 42-57. [水田 拓・高木昌興 編著] 島の鳥類学-南西諸島の鳥をめぐる自然史-. 海游舎. 東京.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：齋藤 武馬

ローマ字氏名：Takema Saitoh

所属研究機関名：公益財団法人山階鳥類研究所

部局名：自然史研究室

職名：研究員

研究者番号 (8 桁)：40521761

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。