

令和元年6月20日現在

機関番号：13902

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K18600

研究課題名(和文) 急流に特化したカエルの1系統に生じた顕著な種分化現象に関する生物地理学的研究

研究課題名(英文) Biogeographic studies concerning remarkable speciations occurred in a lineage of frogs specialized to current river

研究代表者

島田 知彦 (Shimada, Tomohiko)

愛知教育大学・教育学部・准教授

研究者番号：30610638

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：ボルネオハヤセガエル属はボルネオ島で顕著な多様化を遂げた溪流性カエル類の一群として知られているが、これまで生物地理学的な議論は皆無であった。本研究ではこれまで信頼できる情報がほとんどなかったインドネシア領内産の標本を調査し、本属の全島的な分布の概要を明らかにした。また、得られた標本をもとにMIGseqを用いたSNP解析や形態的解析を通して、分類学的に混乱していた系統群の整理を行った。その結果、いくつかの未記載種を発見したほか、本属の種分化に関する島内の地理的な傾向が明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ボルネオ島は生物多様性ホットスポットの代表格に挙げられる豊かな生物相を有することで知られているが、その両生類に関する研究はマレーシア領に偏っており、インドネシア領の情報はごく乏しかった。今回の調査は、インドネシア領の両生類相が決してマレーシア領のひな型ではなく、様々な系統で地域固有性が見られることを明らかにした。インドネシア領内の森林破壊は現在急速に進んでおり、固有の生物相が失われる危機に瀕している。貴重な森林がこれ以上失われることのないよう、今後も生物相調査を継続するとともに、その成果を公表し、種多様性の保全を訴えてゆく必要がある。

研究成果の概要(英文)：Meristogenys is known as a group of torrent frogs which diverged prominently in Borneo, but no biogeographic discussion has been done so far. In this study, I investigated Meristogenys specimens collected in Indonesian territory, where no reliable information has been available, and revealed the distribution of each species in whole-island scale. I also re-accessed some lineages in taxonomic problems through the SNP analyses using MIGseq and morphological comparisons. As the result, I have found several undescribed species, and revealed the geographic tendencies concerning about the speciation of this genus.

研究分野：系統分類学

キーワード：生物地理 ボルネオ島 両生類 幼生形態 SNP解析 ミトコンドリアDNA

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

熱帯域の山岳地帯では、オタマジャクシ時代を急流中で過ごすカエルが様々な系統で進化してきたが、そうした進化は時に顕著な種分化を誘発してきたと考えられる。そうした現象が疑われる例はマダガスカル、中国南部、ニューギニア、南米など世界各地で枚挙に暇がないが、その中でも典型例と言えるのが、ボルネオ（カリマンタン）島固有のボルネオハヤセガエル属である。本属のオタマジャクシは、腹面に大型の吸盤を持つ特異な形態で知られ、その吸盤を利用して、強い流れの中、岩盤等に貼りついて生活する。他地域の同様の形態を持つカエルとは別系統であり、ボルネオ島で独自に進化を遂げた種群である。現時点で13種が知られているが、未だに多くの未記載種が存在する可能性が高い。

本属は、ボルネオ島の山地ではほぼどこにでも生息しており、この地域の生物多様性を構成する重要な要素であるが、研究代表者が一連の研究を始めた段階では分類学的にきわめて混乱した状態にあった。研究代表者は、この仲間の分類を行う上で、成体よりもむしろオタマジャクシにおいて有用な情報が得られることに着目し、主にマレーシア領の標本を用いて、DNA配列を用いた成体オタマジャクシ間の対応付けと、オタマジャクシの形態的特徴の種間比較を通して、分類学的な整理を行った。その結果、本課題開始までの段階で5種の新種記載と、ほぼ全種のオタマジャクシについての詳細な記述を終え、マレーシア領については本属の多様性の概要が見えてきた段階にあった。

2. 研究の目的

本属の多様性を構成している要因として、垂直分布、同所的なニッチ分割、地理的な差異の3つが挙げられる。の垂直分布は、主にオタマジャクシの生息環境によって説明できる。端的に言えば、オタマジャクシが大河川を好む種は低標高域に、溪流を好む種は高標高域に棲む傾向があり、同一河川でも下流から上流に向かうにつれて、出現種が大きく変化する。

の同所的なニッチ分割としては、例えば研究代表者らは、形態的によく似た種同士が、大卵少産型と小卵多産型に分かれて共存している例を複数明らかにした。また、オタマジャクシが溪流中で好む微環境にも種間差があり、そこにもニッチ分割が存在する可能性が高い。ボルネオハヤセガエル属は同一地点でも複数の種が共存している（最大5種）ことがあるが、その背景にはこうした棲み分けが寄与していることが考えられる。以上のような知見から推測すると、本属の祖先種は、急流中の岩盤上という特殊なニッチを開拓し、それにより同一河川中に複数種の棲み分けができる余地が生じて、顕著な種分化に至ったという筋書きが考えられる。

一方、より巨視的に見ると、の地理的な違いにより、ボルネオハヤセガエル属の多様性は一層複雑なものとなる。例えば我々のサンプリング地点を、図1中A、B、Cの3地域に大きく分けると、各地域間には共通種が1種もない。またC地域の中でも、種によって分布の偏りがあり、より狭いスケールでも地理的な差異が存在する。このことは、地域ごとに別々の構成種によるニッチ分割が行われていることを意味する。例えば先述の大卵少産型と小卵多産型の分化は、A地域とC地域で別系統的に生じている。

しかし、この問題は、ボルネオ島の7割以上を占めるインドネシア領の両生類相の調査が遅れていることから、議論を深めることができない状態にある。ボルネオ島の動物相の研究は、これまで政情や交通事情の安定したマレーシア領に偏って進められてきたため、こうした問題は両生類に限ったことではないが、近年ではインドネシアの経済発展に伴い、調査環境は徐々に整いつつある。そこで、未調査域の多いボルネオ島中部、南部においてサンプリングを行い、この複雑な進化を遂げてきた種群の多様性を全島的な視点から解明するのが、本研究のねらいであった。

3. 研究の方法

インドネシア人のカウンターパートの協力のもと、野外調査を実施し、ボルネオハヤセガエル属をはじめとした両生類相の調査を行った。また、ボゴール動物学博物館（インドネシア）に収蔵されているボルネオ島各地のボルネオハヤセガエル属の標本を検分し、形態学的な比較を行ったほか、DNA組織が保管されている標本については分子遺伝学的な解析も行った。

野外調査の対象地点としては、申請段階では西カリマンタン州ベトゥン・クリファン国立公園、

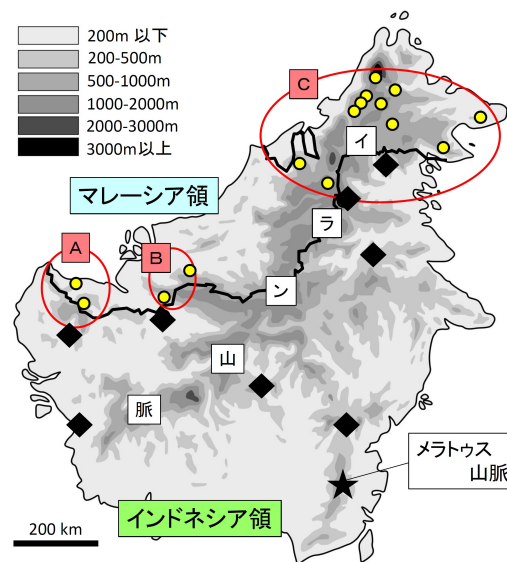


図1. これまでの研究でボルネオハヤセガエル相の詳細な検討がなされた地点(○)と、本研究中の野外調査地点(★)、及び博物館標本確認地点(◆)。

中央カリマンタン州ブキバカ・ブキラヤ国立公園、及び南カリマンタン州メラトゥス山脈を候補地としていたが、最終的にマレーシア領から最も遠距離にあり、移動コストの観点からもハードルの低いメラトゥス山脈を対象を絞って、下見も含め、期間中に3回の調査を行った。得られた標本は、従来と同じく形態学的な比較、及びミトコンドリア DNA に基づく分子遺伝学的比較を行ったほか、ミトコンドリア DNA ではうまく種間の遺伝的関係を反映できていないと思われるいくつかの種については、MIGseq を用いて全ゲノムを対象とした SNP 解析もを行い、より各集団の実情に近い遺伝的構造の把握を試みた。

4. 研究成果

多様性の中心はやはりマレーシア領

本研究の開始時点において、ボルネオハヤセガエルの多様性に関する情報はマレーシア領に集中していたが、この地域はそもそもボルネオ島内でもよく両生類相の調べられている地域であり、研究代表者のこれまでの研究でも中心的地域として位置づけて研究を行ってきた経緯がある。従って、これが実際に本属の多様性のあり方を反映しているのか、それとも単に調査努力の濃淡を反映しているのかに関しては明らかでなかった。

今回の一連の研究活動により、ボルネオ島全体のボルネオハヤセガエル属の分布の概要が明らかになったが、その結果、かねてから注目されていたように、本属の多様性の中心がマレーシア領、特にサバ州のキナバル山周辺にあることが改めて示された。インドネシア領でも、サバ州との国境に近い北カリマンタン州北部ではサバ州と同様の種組成が見られたが、それを除けば、例えば *M. kinabaluensis* や *M. whiteheadi* 等の大型種が、インドネシア領内では抜け落ちていたことは特筆に値する。また *M. amoropalamus* や *M. dyscritus* 等の水かきの発達が弱いことで特徴づけられる種群もインドネシア領内では確認できなかった。

マレーシア領において、本属の複数種の同所的な共存を可能にしている理由として、成体の体サイズや幼生形態の差異に基づくニッチェ分割が考えられてきたが、インドネシア領では1地点に生息する種は1種か2種で、それほど顕著なニッチェ分割を起こしているようには見受けられなかった。

インドネシア寄りの系統群も

一方、インドネシア領のボルネオハヤセガエル属には、マレーシア領に見られない特徴も見られた。本研究の野外調査及び博物館標本検分では、明らかに新種と目される1形態型が発見され、現在新種記載を進めている段階である。この種は北、南、西及び中央カリマンタン州から発見され、インドネシア領ではかなり広く分布している種であるが、マレーシア領からはまったく発見されていない。既知種の中でこの未知種と近縁なのはマレーシア領の西端のごく一部の範囲で発見されている *M. jerboa* 及び *M. penrissenensis* である。この3種の間の遺伝的距離は比較的近く、属内の系統関係の中ではよくまとまった1系統をなす。この系統は、多様化の著しいマレーシア領の各種があまり進出していないボルネオ島西部及び南部で優占的に生息していることが推測された。

ミトコンドリア DNA では捉えられない種の実態

マレーシア領でこれまで確認された種の中で、*M. phaeomerus* 及び *M. poecilus* は普通種でありながら分類学的な問題点を抱えている種であった。まず *M. phaeomerus* と成体形態のよく似た種として *M. orphnocnemis* なる種が知られており、両者で報告されている幼生の形態形質は大きく異なっているものの、ミトコンドリア DNA ではきわめて近縁で、本属他種間の遺伝的距離に比べると分化の程度は低かった。一方、*M. poecilus* の方では、ミトコンドリア DNA によるバーコーディングでこの種と同定される集団の中に、明らかに形態的に *M. poecilus* とは異なる集団があり、この集団はむしろ *M. phaeomerus* に似ていることから、分類学的な再検討が必要とされていた。

本研究では、全島的な標本調査と SNP 解析の結果から、この問題に対して、より実情に即した種分類を得るに至った。まず、*M. phaeomerus* の方では、そもそも原記載論文の幼生の同定にミスがあることを見出し、これを修正すると *M. phaeomerus* と *M. orphnocnemis* の幼生形態はほぼ同じこと、さらに上述の遺伝的距離を考えると、この2種を別種として認識すべきかどうか、再考の余地があることが判明した。

一方、*M. poecilus* の方では、SNP 解析の結果、調べた標本群の中には遺伝的に隔離された2型が認識でき、そのグルーピングは形態的に認識できる集団とよく一致していた。また、この2集団は、*M. phaeomerus* を含む他種とは遺伝的に明瞭に区別できるため、このうちの片方は未記載種であることが明らかになった。この未記載種はマレーシア領では限られた地点でしか採集できておらず、幼生形態も不明であったが、今回調査したメラトゥス山系では幼生を含む多数の標本が得られており、現在記載論文を準備中である。

メラトゥス山系の固有両生類相

本研究で野外調査を行った南カリマンタン州メラトゥス山系は、ボルネオ脊梁山脈から大きく離れた孤立峰群であり、両生類の高い固有性が期待できるが、国立公園等の指定を全く受けていないこともあり、これまで信頼できる両生類相の調査が全く行われていなかった。本研究

では3回の訪問を通して、この山系の両生類相について、低平地から森林限界まで幅広く調査を行った。その結果、特に標高1,000 m以上の地域において、既知種と遺伝的、形態的に大きく離れた種が数多く確認され、従来知られていなかった未知の両生類群集が存在することが明らかになった。そのような例は、コオロギヒキガエル属 *Ansonia*、コノハガエル属 *Megophrys*、ホソウデナガガエル属 *Leptotalax*、ナガラガエル属 *Staurois*、クールガエル属 *Limnectes*、コガタキガエル属 *Philautus* 等、流水性の種を中心に多岐にわたっている。古い時代に島内の他の高標高域から分離して長期間にわたって隔離されてきたことが、これらの固有性を生み出してきたと考えられ、現在これらの未記載種の新種記載を進めている。

総括

ボルネオ島は生物多様性ホットスポットの代表格に挙げられる豊かな生物相を有することで知られているが、その両生類相に関する研究はマレーシア領に偏っており、面積にして3/4を占めるインドネシア領の情報はごく乏しかった。そのため、得られた情報の量だけから判断すると、本島の両生類の多様性の中心はマレーシア領にあると言える状況であった。実際、本研究で主たる対象としたボルネオハヤセガエル属に関してみると、多様性の中心はやはりマレーシア領サバ州にあることが明らかになった。なぜこの周辺でのみ多数の系統が分布域を重ねる状況が現出しているのか、地史的及び地形的観点から今後の研究が必要である。

一方、今回野外調査を行った島南端部のメラトゥス山系の両生類相の研究からは、インドネシア領の両生類相が決してマレーシア領のひな型ではなく、様々な系統で地域固有性が見られることが明らかになった。この点はボルネオハヤセガエル属も例外ではなく、インドネシア領固有の未記載種も存在することが明らかになった。インドネシア領内は現在でもなお交通の便がきわめて悪く、調査には大きな困難を伴うが、一方で森林の破壊は急速に進んでおり、固有の生物相が失われる危機に瀕している。今回調査を行ったメラトゥス山系も、ほとんどの森林に人の手が入って広大な二次林に覆われた南カリマンタン州にあって、ごくわずかに残された原生林地帯である。こうした貴重な森林がこれ以上失われることのないよう、今後も生物相調査を継続するとともに、その成果を公表し、種多様性の保全を訴えていく必要がある。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 2件)

Shimada, T. and M. Matsui. 2019. Re-examination of larval assignment of *Meristogenys poecilus* in Sarawak, Borneo, with a diagnostic table of *Meristogenys* larvae. *Current Herpetology* 38(1): 23-31. 査読あり

Matsui, M., N. Kuraishi, K. Eto, A. Hamidy, K. Nishikawa, T. Shimada, P. Yambun, C. S. Vairappan, M. Y. B. Hossman. 2016. Unusually high genetic diversity in the Bornean *Limnectes kuhlii*-like fanged frogs (Anura: Dicroglossidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 102: 305-319. 査読あり

〔学会発表〕(計 3件)

島田知彦・松井正文・アミール=ハミディ．インドネシア・ボゴール動物学博物館所蔵のボルネオハヤセガエル属標本について -マレーシア領産との種組成比較．第57回日本爬虫両棲類学会大会．2018年

島田知彦・松井正文・西川完途・アミール=ハミディ・ミスバフル=ムニル．インドネシア南カリマンタン州メラトゥス山系で採集されたボルネオハヤセガエル属について．第56回日本爬虫両棲類学会大会．2017年

島田知彦・松井正文・西川完途・チャールズ=サンタナラジュ=バイラパン・ポール=ヤンブン・モハメド=ヤジ=ピン=ホスマン．ボルネオ島の固有種キナバルハヤセガエル *Meristogenys kinabaluensis* にみられる1隠蔽種について．第55回日本爬虫両棲類学会大会．2016年

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。