

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年6月17日現在

機関番号：18001

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570094

研究課題名（和文） 島嶼平衡モデルに基づく中琉球産爬虫両生類の洋上分散能力の推定

研究課題名（英文） Inference of oversea dispersal abilities of amphibians and terrestrial reptiles in the central Ryukyu based on the island equilibrium model

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

研究成果の概要（和文）：奄美・沖縄諸島で調査を行い、文献情報と併せて50余島における爬虫両生類各種の分布を明らかにした。次に、各種の分布の有無に対する島面積と主要島からの距離の効果を見たところ、一部の種で距離の効果も効いており、主要島に近い島により「いる」傾向が認められた。これは、それらの種の島嶼集団の維持に洋上分散も寄与している可能性を示唆している。しかし、一部の種の遺伝子解析では、それを裏付ける結果は得られなかった。

研究成果の概要（英文）：Distributions of amphibians and reptiles in many islands of the Amami and Okinawa Groups were surveyed. An analysis using area-distance model showed that in a few species geographic distance from main-islands had a significant explanatory power for presence/absence of the species in an island, suggesting that overseas dispersals have taken some role in maintenance of island populations in those species. However, genetic analysis for a few species did not support this view.

### 交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	800,000	240,000	1,040,000
2012年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総計	2,400,000	720,000	3,120,000

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：両生類，爬虫類，琉球列島，分布，島嶼集団，洋上分散，遺伝解析

#### 1. 研究開始当初の背景

一般に、爬虫両生類は海を越えて分散する能力が乏しい。そのためある島嶼にみられる

種あるいは集団は、それがそこでの分布を獲得して以来、他の集団とは隔離されてきたは

ずである。爬虫両生類種が島での分布を獲得する過程には次の2通りが考えられる。ひとつは、乏しい海越え分散能力に反して偶然にも海を超えて島にたどり着くというものであり、他方は、かつて島が大陸と接続していた時代から集団が島で存続し続けるというものである。後者のような島は大陸島と呼ばれ、日本列島や琉球列島はその典型である。これら大陸島では、島が大陸と切り離されることにより、多くの陸生生物が一斉に隔離されるため、それらの種の種分化や集団分化のタイミングは基本的に共通すると期待される。このような考えに基づき、実際に、琉球列島では、爬虫両生類が示す分布や集団分化の地理的パターンに関する情報が島の歴史の推定、すなわち古地理の推定に使われてきた。

とはいえ、爬虫両生類といえども、すべてのグループで集団分化の地理的パターンが一致しているわけではなく、互いに食い違っている場合も少なくない。このような食いがみられる場合は、一般に、一部の種に海を越えた分散があったと解釈するのが普通であるが、この考えをあまり多用すると、集団分化の地理的パターンに基づいて古地理が推定できるとする上述の考え方と循環してしまう。

琉球列島には多くの固有種がみられることから、多くの研究者が生物の多様化の過程の理解する目的で種分化あるいは集団分化の地理的パターンの解明に取り組んでいるが、その議論は、実は、ほとんど常に上記のような問題点をはらんでいる。このような状況から脱却するために、集団分化の地理的パターンの解析とは独立した方法で個々の種の洋上分散能力を推定し、島の分断による分化と、洋上分散とその後の隔離による分化とを区別するための手掛かりを与えることが必要である。

## 2. 研究の目的

上記の問題を受け、本研究では、島嶼平衡モデルを基礎とした解析法を用い、集団分化の地理的パターンの解析とは独立に、島嶼に

おける種の分布様式から爬虫両生類各種の洋上分散能力を評価し、この動物群の分化・分散史を巡る今後の研究に対して作業仮説を提出する。

## 3. 研究の方法

### (1) 島嶼平衡モデルに基づく洋上分散能力の推定法

以下に、この推定法の方法論を記す。島嶼平衡モデルとは、ある島嶼にいる生物種数が、他の地域からの移入と、その島での絶滅のバランスによって決まるとするモデルである。このモデルによれば、大陸などの、生物分散の供給源から地理的に近い島には多くの種がたどり着くチャンスが多いため、結果として種数は多くなる。一方、島のサイズが小さいと、安定的に集団を維持することが難しいため、各々の種の絶滅確率が増し、結果としてその島の種数は少なくなる。ここでは、この考え方を個々の種の集団維持に置きかえて考える。すなわち、ある種がある島に分布するというのを、同種個体の他の島からの移入と、その島での集団の絶滅率とのバランスの結果と捉える。すると、供給源から近く、面積が大きな島では、その種の移入率は高く、集団の絶滅率は低いために、その種がより「いる」傾向があり、逆に遠くて小さい島にはより「いない」傾向があると期待できる。次に、多くの島嶼をその面積と供給源からの距離という2変数によって2次元の図に表し、問題とする種が「いる」か「いない」かをシンボルを変えて表記する。最後に、それらを分ける判別関数を得る(図1参照)。もし、当該種が洋上分散能力に乏しければ、近い島において、遠い島にいないという「距離の効果」が現れて、この関数の傾きは急になり、逆に分散能力に長けていれば、傾きは緩やかになる。また、洋上分散が全く無い場合も、距離の効果は現れないので、傾きはゼロになる。すなわち、この関数の傾きを見ることによって、各種の相対的な洋上分散能力を評価することができる。一方、関数のY切片は、それぞれの

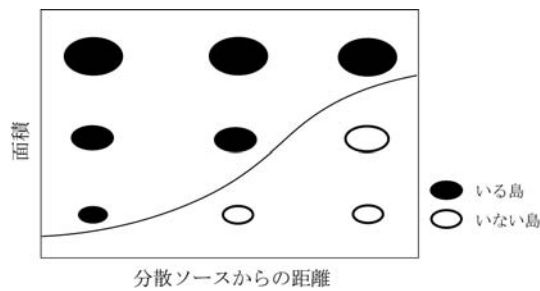


図1. 島を2次元プロットしたときに、着目した種が「いる島」と「いない島」を分ける判別線

種の集団維持に必要な島のサイズ（あるいは相対的な資源要求量）を表すことになり、これも生物種間にみられる分化の地理的パターンの不一致について解釈する際に役に立つ。

#### (2) 中琉球の島々への適用

この解析を行うためには、面積と距離が異なる多くの島々が存在することが必須条件となる。そのため、本研究では大きさの異なる島々が比較的広い範囲に散らばる中琉球地域（奄美諸島と沖縄諸島を含む地域）を対象とした。中琉球における爬虫両生類の分布についてはかなりの知見の蓄積があるが、既存の分布資料には不確実な記録が含まれるうえ、多くの種では小島嶼における分布情報が不足している。

#### (3) 分布調査

解析では中琉球の58島を対象とした。ただし、既存の情報の精度などを考慮し、分類群によって分析の対象とした島数は多少異なっている。解析に先立って知見の不足している島々で野外調査を実施し、文献情報と併せて各種の分布リストを作成した。

#### (4) 島嶼平衡モデルによる検証

対象とした島々のうち、文献に面積が記されているものはそれを使用し、そのような資料が存在しない島については、コンピュータ上で画像から面積を算出した。距離については、中琉球のなかで圧倒的に面積が大きく生息種数も豊富な沖縄島と奄美大島の2島を便宜的に分散の供給源と仮定したモデルと、すべての島が相互に供給源になることを想定したモデルの2通りを考えた。後者のモデルで

は、他のすべての島々に対して、種数の逆数と距離を掛けた値を算出し、それらを合計した値をその島の「距離」とした。種数が多い島に隣接した島ではこの値は小さくなる。

爬虫両生類各種の「いる」「いない」が面積と距離によって説明できるかどうかを評価するため、2次元展開図の上で「いる島」と「いない島」を区別する判別関数を求め、ウィルクスラムダの統計量という指標を使って、その関数に対して「面積」と「距離」が意味を持っているかどうか評価した。

#### (5) DNA分析による集団構造解析

洋上分散が想定される、多くの島に分布するような種に対してDNA分析を行い、集団の遺伝的組成の面からも洋上分散している証拠が得られるかどうか検証を試みた。分析にはマイクロサテライトと呼ばれる変異性に富むDNAマーカを使った解析と、ミトコンドリアDNAの配列変異を分析する方法を用いた。対象としたのは、中琉球で最も多くの島に分布することが先験的に分かっているヤモリ属の種とトカゲ属の種である。

### 4. 研究成果

#### (1) 分布リストの作成

本研究での野外調査により、これまで爬虫両生類について知見が無いか、不足している島々の両生爬虫類相を明らかにした。このうち、ヘビ類については、文献情報で記録がある島でも調査によってその種の棲息が直接確認できないなど若干の問題が残ったが、両生類とトカゲ類に関しては面積0.02 km<sup>2</sup>以上のほとんど全ての島における分布情報をほぼ把握できたと考えている。

#### (2) 島嶼平衡モデルを使った解析

爬虫両生類各種の分布データをもとに解析を行ったところ、多くの種で、分布の有無は専ら面積によって説明され、距離の効果が有意に効いているという結果はごく一部の種でしか得られなかった。特に両生類では、距離の効果が確認できたのはわずかにリュウキュウカジカガエル1種のみである。例えば、ヌ

マガエルでは、この種が「いる島」と「いない島」を塗り分ける判別線はX軸とほぼ平行であり、その位置はほぼ1 km<sup>2</sup>であったことから、本種の分布の有無は面積によって規定され、棲息に必要な最小面積は1 km<sup>2</sup>であるという言い方ができる。同様にヒメアママガエルでもほぼ同位置に判別線が引かれ、本種の分布限界もやはり1 km<sup>2</sup>前後であると考えられる。一方、リュウキュウカジカガエルでは、面積に加えて距離の効果も統計的に有意であったことから、この種の島嶼集団の維持には、洋上分散が寄与している可能性がある(図2)。

爬虫類についてみると、オキナワキノボリトカゲ、アオカナヘビ、ハブ、アマミタカチホヘビの4種で距離の効果が有意に効いているという結果が得られた。とはいえ、後者2者は、その生態学的な特性からして洋上分散をすることは考え難く、結果の解釈には注意が必要である。このうちハブについては、サイズが中庸な島でヒメハブと排他的に分布している傾向があり、その中では距離が遠い島でヒメハブのみが分布している島が多いことから、距離の効果は見かけ上のものである可能性が高い。このように潜在的に生態的地位が重なると思われる2種間の排他的な分布はヤモリ属の2種でも見られ、これをどのよう

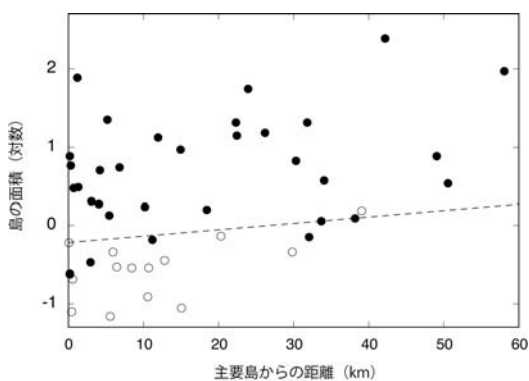


図2. リュウキュウカジカガエルが「いる島」と「いない島」を分ける判別線。その傾きは緩やかであるが、統計的に有意であるため、分布の有無についての説明能力をもっている。すなわち、面積が同じ場合、近い島により「いる」傾向がある。

に評価するのか、今後の検討が必要である。

中琉球産の爬虫類のなかで最も洋上分散をしている可能性が高いと目されていたミナミヤモリとオキナワトカゲについては、調査の対象としたほぼ全ての島で分布が確認され、「いる島」と「いない島」を塗り分ける判別線そのものを得ることができなかった。これについては、例えば面積がさらに小さな島を調査対象に加えたとしても、それらは主要島のごく近傍にあるキノコ岩のようなものにならざるを得ないため、今回の方法では距離の効果の評価することは不可能である。同様に、ホオグロヤモリでも面積の効果が統計的に有意にならなかったが、この種については、人為分散の影響により、本来あるべき分布パターンが歪んでいる可能性がある。

以上をまとめると、島嶼平衡モデルによるアプローチでは、ごく一部の爬虫両生類種でしか洋上分散の可能性が示唆されなかった。このことは、実際に、彼らの洋上分散が非常に稀な事象で、少なくともそれが島嶼集団の維持に寄与することはほとんど無いということを示している可能性が高いが、条件が十分にばらついた島の数が限られているため、実際に洋上分散があってもそれを検出できていない可能性や、ハブ類やヤモリ類について論じたように、種間競争による影響で、洋上分散の効果がマスクされている可能性も捨てきれない。

一方、今回の分析の副産物として、中琉球産爬虫両生類の各種について、集団を維持するための最低島面積が概ね評価できた。このことは、観点は異なるものの、島の爬虫両生類相の成り立ちを理解する上で意義深い。また、上述した、種間競争の問題も今回の研究によってはじめて見えてきた問題ということができ、今後の展開に繋げたい。

### (3) 遺伝解析

動物の地域集団の遺伝的組成を比較するには、マイクロサテライトと呼ばれる極めて変異性の高い領域の分析が有効である。ただし、この分析のためには、対象種のマイクロサテ

ライト部位を分析するための予備解析が必要である。そこで、本研究では、洋上分散をしている可能性が高いと目されていたオキナワトカゲを対象に遺伝子の予備解析をし、マイクロサテライト・マーカーを開発した。

次に、これを使って、沖縄諸島の15島嶼のサンプルを対象に変異分析を行った。主要島である沖縄島については、島内変異も考慮に入れ6地点のサンプルを分析した。その結果、島嶼集団間で遺伝的組成に違いが見られたが、特定の遺伝子の分布をみると必ずしも距離的に近い島の集団の間で共有されているとは限らず、その結果は、少なくとも本種における頻繁な洋上分散の可能性に対しては否定的であった。また、遺伝子の共有具合から近年の島嶼集団間の分散率を推定したところ、ごく一部のものを除いて数値は小さく、やはり、洋上分散説を支持するには至らなかった。

一方、ヤモリ属に対しては一部予定を変更し、ミトコンドリアDNAの塩基配列変異を手掛かりとした分析を行った。これらの分析は奄美諸島で分布域を重複させている2種（アマミヤモリとミナミヤモリ）の7島の集団を対象とした。分析の結果、種内全体の配列変異の程度は両種の間でほとんど同じであったが、アマミヤモリでは島ごとに配列が類似していたのに対し、ミナミヤモリでは配列の違う遺伝型が島を越えて混在していた(図3)。また、同地域の2種の遺伝的組成についてはアロザイム法でも調べられており、それによると、島嶼集団間の遺伝的組成の違いはミナミヤモ

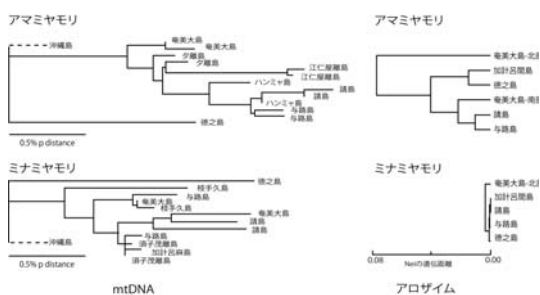


図3. 奄美諸島におけるアマミヤモリとミナミヤモリの遺伝的変異。アロザイムのデータは比較のため Toda et al. (2008)より抜粋。

りに比べてアマミヤモリで顕著に大きいこと

が示されている。これらの結果を総合すると、ミナミヤモリは島を越えての遺伝的交流の度合いが相対的に明らかに大きいと言える。ただし、この遺伝的交流は陸橋形成時の分散を反映している可能性もあり、必ずしも洋上分散を示す証拠とは言えない。

## 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2件)

1. Kurita K, Hikida T, Toda M. 2013. Development and characterization of polymorphic microsatellite marker for East Asian species of the genus *Plestiodon*. Conservation Genetics Resources 355-357. 査読有り.
2. 栗田隆気, 角田羊平, 戸田守. 2011. 渡嘉敷村の中島およびハテ島の爬虫類相. Akamata (22): 21-27. 査読有り.

[学会発表] (計2件)

1. Kurita K, Toda M, Hikida T. Genetic Population Structure and Genetic Diversity in the Island Populations of the Ryukyu Five-Lined Skink, *Plestiodon marginatus* (Reptilia: Scincidae) 第60回日本生態学会大会. 2013年3月27-29日. 静岡.
2. Kurita K, Toda M, Hikida T. Genetic population structure and genetic diversity in the island populations of the Ryukyu five-lined skink, *Plestiodon marginatus* (Reptilia: Scincidae) JSPS AA Science Platform Program "Second International Symposium on East Asian Vertebrate Species Diversity" 2012年7月28-29日. 京都

## 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