

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 7 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23405014

研究課題名(和文) 止水性種からみたボルネオ産両生類多様性の起源

研究課題名(英文) Origin of Bornean amphibian diversity viewed from lentic breeders

研究代表者

松井 正文 (Matsui, Masafumi)

京都大学・人間・環境学研究科(研究院)・教授

研究者番号：40101240

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 6,000,000円、(間接経費) 1,800,000円

研究成果の概要(和文)： 止水産卵性種からみたボルネオ産両生類多様性の起源を探るため、ボルネオ島と、その周辺地域についての野外調査・標本調査を行い、形態・音声・分子に基づく系統分類学的な解析を行った結果、アオガエル科、ヒメアマガエル科の一部で高度の固有性が認められたものの、総体的にはボルネオ産の止水性両生類種は流水性種ほどの分化を示さないことが分かった。これはボルネオ島が本来、山地森林に被われていて、低地性の止水性種の生息に適した範囲が限られたためであろう。数少ない固有種は古い時代の侵入者と思われるが、それらの近縁種はスマトラ-ジャワに見られることから、大陸からスダ地域へ古い時期の進出には2経路あったと推定される。

研究成果の概要(英文)： In order to clarify the origin of amphibian diversity in Borneo, lentic-breeding species from this island and adjacent regions were studied. Morphological, acoustic, and molecular phylogenetic analyses revealed that the lentic-breeding amphibian fauna is much less diversified than the lotic-breeding one, probably because of the paucity of suitable habitats on this island, which is covered by dense forests. Some rhacophorid and microhylid species are endemic to Borneo, and have their relatives from Sumatra to Java. They are thought to have very long histories on the island after their ancestors diverged from the continent and entered the island along with another route to Java. In order to fully understand formation history of amphibian fauna on Borneo requires further study in regions surrounding the island.

研究分野：生物多様性・分類

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：両生類種 ボルネオ島 多様性 起源 止水性種 系統分類

## 1. 研究開始当初の背景

東南アジアを代表するボルネオ島は、アジアにおける両生類多様性のホットスポットである。これまでの東南アジア地域産両生類の多様性研究の結果、この豊かな多様性を構成する両生類の中でも、進化史的、生物地理学的に特筆すべきものは、コオロギヒキガエル属、ウデナガガエル属、ハヤセガエル属など、流水産卵性の要素であることから、平成20年度から3年間にわたって科学研究費の補助を受け、「流水性種からみたボルネオ産両生類多様性の起源」なる研究を行い、分類の困難なグループ中の隠蔽種の存在を明らかにして新種記載をする一方で、異系統間で異なる分布関係の成立過程を論じるなど系統生物地理学上の多くの新知見を得てきた。各系統群は独自の進化史をもちながら古い時代にボルネオ島に定着したことが、かなりの程度解明された。

その一方で、ヒメアマガエル科、アオガエル科など、本来、止水産卵性の要素が、この島嶼では流水産卵や直接発生などの特化を起こしており、純粋な止水性の種が著しく少ないことも明らかになった。このため、ボルネオ島の両生類多様性の全貌を解明するためには、これら止水産卵性種の進化史を解明することも重要であると考えに至った。

## 2. 研究の目的

そこで本研究では、ボルネオ産両生類多様性の一端を担う、止水産卵性のヒメアマガエル属、アカガエル属、アオガエル属、シロアゴガエル属などの分類群に関して、タイ西南部やマレー半島に地理的に隔離されて分布する分類群や、近縁群との比較解析を進めることで、分類群ごとの信頼性の高い系統樹と分岐年代推定を行い、それに基づいた総合的な系統生物地理学的考察を試みることにした。

## 3. 研究の方法

平成23年度から25年度の3年間にわたって、東南アジア域の止水産卵性両生類の野外調査を行うと同時に、室内で分子系統学的調査を行った。また、東南アジア域の両生類標本所蔵施設を訪問し、分類学的調査を行った。

調査の結果得られたDNAサンプル、音声記録、形態観察データを解析し、すでに蓄積されているボルネオ島サバ州をはじめ周辺地域の資料、前年度までの流水産卵性種に関する知見と比較することによって、新種記載を行い、その中で止水産卵性種から見た、ボルネオ島産両生類相多様性の成立過程を明らかにしつつある。

## 4. 研究成果

(1)ヒメアマガエル科では、ヒメアマガエル亜科の大多数の属と種についてミトコンドリアDNAの塩基配列情報を用いて分子系統学的な調査を行った結果、ヒメアマガエル亜科はチョボグチガエル亜科Kalophryninaeと大きく異なるものの、その単系統性は支持されず、系統関係が不明で分化が進んだ4群が認められた。また、*Phrynellia*は*Metaphrynellia*と姉妹群をなすこと、*Gastrophrynooides*はパプアニューギニア区のパプアヒメアマガエル亜科に含まれることが明らかになった。ヒメアマガエル属は多系統で、多くの未記載種を含むことも分かった。

このヒメアマガエル科の系統関係調査の過程で、ボルネオ産の*M. borneensis*との関連性が示唆されたインドネシアのバリ島産のヒメアマガエルを調査し、新種記載した。これら2種の近縁種はマレー半島に分布し、スマトラ、ジャワにも分布するらしい。このことから、半島起源の系統が一部はボルネオへ、もう一部はスマトラ、ジャワ経由でバリに至り、それぞれの地域で分化したと推定さ

れる。

さらに、チョボグチガエル属 *Kalophrynus* について、ボルネオ島のマレーシア領サラワク州と、マレー半島の南部とから、それぞれ1種の未記載種の存在を音声学的、遺伝学的、形態学的に証明し、それぞれを新種として記載発表した。結果として、ボルネオ産の固有性が示唆されることになった。

(2) アオガエル科のシロアゴガエルはボルネオをはじめ、東南アジアのほぼ全域から知られるが、その内部での分類、系統には定説がなかった。そこで、分布域の大半から得られた多数個体について、ミトコンドリアおよび核 DNA の遺伝解析をし、系統関係を明らかにした。ボルネオ産は1種のみから成るが、近隣地域産と遺伝的に近く、たぶん人為分散も加わった結果、遺伝的に若干異なる数系統を含むことが分かった。近隣地域産との遺伝的分化の程度からみて、本種は止水性種の中では新しくボルネオに侵入した要素といえる。一方、同時に調査されたカプトシロアゴガエルは、シロアゴガエル類の系統中、根幹部に位置し、ボルネオ島に古くから定着した要素と考えられた。

この考えに基づき、近隣のスマトラ島産を調査したところ、ボルネオ産との間に大きな遺伝的、形態的差異が認められたのでスマトラ産を新種記載した。この種はジャワにも分布することから、カプトシロアゴガエル類はボルネオ産・バリ産のヒメアマガエルと同様の経路で分化した可能性がある。

一方、トビガエル類のうち、ボルネオ産はジャワ産と同一種とされていた。しかし、形態を詳細に調査し、ミトコンドリア DNA の遺伝解析をした結果、ベトナム産やマレー半島産で、近年ジャワ産から独立種として分離された数種同様にジャワ産から離れていることが判明したので、これを別種として記載した。

このトビガエルと同時に採集された小型

のアオガエルは、遺伝的解析の結果、ハイイロモリガエル属の種であることが判明した。この属はアフリカと南・東南アジアに分断分布するが、後者の地域ではこれまで大陸部のみから報告され、島嶼部では知られていなかった。詳細な形態比較を行った結果、新種と判明したので記載した。本属は大陸でもマレー半島部にはほとんど分布していない、これらの事実から、ボルネオ産は遺存的分布と推定された。

(3) アカガエル科では、スマトラから発見されたアカガエル科の1種が、ボルネオに分布するバラムガエルやオオイボガエルに近いものの、形態的にも遺伝的にもまったく異なることを見出し、新種記載した。これにより、ボルネオ産の止水産卵性両生類相の成立を考えると、マレー半島との間に位置するスマトラの両生類相が鍵となることを示した。

(4) ヌマガエル科について、分類解明の一環として分布域最西部のインド北東部産を調べ、形態学的、音声学的に特異な独立種として新種記載した。東南アジア産のヌマガエルは、シロアゴガエル同様に、未だに広範な地域内での分類が確立していない。

(5) これら止水種の解析に加えて、過年度の対象であった流水性種の研究も続けた。コノハガエル科では、ボルネオ島産ウデナガガエル属 *Leptobrachium* の2種 *L. montanum* と *L. abbotti* について、ミトコンドリア DNA の塩基配列の比較を行い、従来の識別形質は有効ではないことを分子遺伝学的に示した。その結果、複数の隠蔽種が両種内に含まれていることが明らかになり、ボルネオ島における本属の分類は大きく見直されるべきことが分かった。

(6) この3年間の調査の結果、止水産卵性両生類のうち主に低地性の種(たとえばオオイボガエル)は山地性の流水産卵性の種よりも起源が新しいこと、マレー半島とボルネオが陸続きであった時代には、ほとんど隔離されずに分布を広げたことをうかがわせる。逆にボルネオ固有の種(ハイイロモリガエル属の新種など)は、この島嶼への定着が極めて古い時期であったことを示唆する。未だにスンダ地域の有用な地史的資料はないので、こうした古い系統の進化史を考察するには周辺の広大な地域の現生種に関する知見が必須となる。ボルネオ産の止水産卵性両生類相の成立を解明するうえで、これまで注目されてこなかったスマトラやジャワ、また広域分布種を扱う際にはアッサムまでもが重要になる。スマトラ産アカガエル科の種や北インド産ヌマガエル近縁種の発見さえ、ボルネオ島の特異性を示すうえで重要になる。

#### 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27件)

- 1 Matsui, M., A. Hamidy 他1名、A new species of *Polypedates* from Sumatra, Indonesia (Amphibia, Anura)、Spec. Divers. 査読有、19巻、2014、1-7 DOI: 10.12782/sd.19.1
- 2 Hamidy, A, M. Matsui、A new species of *Leptobrachium* from the Kelabit Highland, northwestern Borneo (Anura, Megophryidae)、Curr. Herpetol. 査読有、33巻、2014、57-67 doi 10.5358/hsj.33.55
- 3 Nguyen, T. T., M. Matsui 他1名、First record of the tree-frog genus *Liuixalus* from Vietnam with the description of a new species (Amphibia: Rhacophoridae)、Curr. Herpetol. 査読有、33巻、2014、29-37 doi 10.5358/hsj.33.1
- 4 Matsui, M., T. Shimada 他1名、First record of the tree-frog genus *Chiromantis* from Borneo with the description of a new species (Amphibia, Rhacophoridae)、Zool. Sci. 査読有、31巻、2014、45-51 doi:10.2108/zsj.31.45
- 5 Matsui, M., K. Nishikawa 他1名、A new *Leptolalax* from mountains of Sabah, Borneo (Amphibia, Anura, Megophryidae)、Zootaxa. 査読有、3753巻、2014、440-452 doi: 10.11646/zootaxa.3753.5.3
- 6 Matsui, M., A. Dubois 他1名、New replacement name for *Rana paradoxa* Mocquard, 1890 with designations of lectotypes for *Rana paradoxa* and *Rana conspicillata* Günther, 1872 (Dicroglossidae: Dicroglossinae)、Asian Herpetol. Res. 査読有、4巻、2013、187-189 doi 10.3724/SP.J.1245.2013.00187
- 7 Matsui, M.、A new *Leptobrachium* (*Vibrissaphora*) from Laos (Anura: Megophryidae)、Curr. Herpetol. 査読有、32巻、2013、182-189 doi 10.5358/hsj.32.182
- 8 Nishikawa, K., M. Matsui 他2名、A new striped *Ichthyophis* from Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia (Amphibia: Gymnophiona)、Curr. Herpetol. 査読有、32、2013、159-169 doi 10.5358/hsj.32.159
- 9 Matsui, M., T. Shimada 他1名、A new gliding frog of the genus *Rhacophorus* from Borneo、Curr. Herpetol. 査読有、32巻、2013、112-124 doi 10.5358/hsj.32.112
- 10 Matsui, M., A. Hamidy 他1名、Description of a new species of *Microhyla* from Bali, Indonesia

- (Amphibia, Anura)、Zootaxa、査読有、3670 巻、2013、579-590  
doi:10.11646/zootaxa.3670.4.9
- 11 Dehling, J. M., M. Matsui、A new species of *Leptolalax* (Anura: Megophryidae) from Gunung Mulu National Park, Sarawak, East Malaysia (Borneo)、Zootaxa、査読有、3670 巻、2013、33-44  
doi:10.11646/zootaxa.3670.1.2
- 12 Matsui, M., T. Shimada 他 1 名、A new gliding frog of the genus *Rhacophorus* from Borneo、Curr. Herpetol、査読有、32 巻、2013、112-124 doi.  
10.5358/hsj.32.112
- 13 Kuraishi, N., M. Matsui 他 10 名、Phylogenetic and taxonomic relationships of the *Polypedates leucomystax* complex (Amphibia)、Zool. Scripta、査読有、42 巻、2013、54-70  
doi:10.1111/j.1463-6409.2012.00562.x
- 14 Eto, K., M. Matsui、Field observation of egg-laying behavior of a floating frog *Occidozyga lima* from Bali, Indonesia (Anura: Dicroglossidae)、Curr. Herpetol、査読有、31 巻、2012、121-124 doi.  
10.5358/hsj.31.121
- 15 Matsui, M., K. Nishikawa 他 2 名、Notes on a rare Bornean bufonid *Ansonia latidisca* Inger, 1966, with special reference to its phylogenetic position、Curr. Herpetol、査読有、31 巻、2012、87-96 doi. 10.5358/hsj.31.87
- 16 Nishikawa, K., M. Matsui 他 1 名、A new unstriped *Ichthyophis* (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae) from Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia、Curr. Herpetol、査読有、31 巻、2012、67-77  
doi. 10.5358/hsj.31.67
- 17 Hamidy, A., M. Matsui, K. Nishikawa 他 1 名、Detection of cryptic taxa in *Leptobrachium nigrops* (Amphibia, Anura, Megophryidae), with description of two new species、Zootaxa、査読有、3398 巻、2012、22-39 doi. -
- 18 Matsui, M., Mumpuni 他 1 名、Description of a new species of *Hylarana* from Sumatra (Amphibia, Anura)、Curr. Herpetol、査読有、31 巻、2012、38-46、  
doi:10.5358/hsj.31.38
- 19 Nishikawa, K., M. Matsui 他 1 名、A new striped *Ichthyophis* (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae) from Kon Tum Plateau, Vietnam、Curr. Herpetol、査読有、31 巻、2012、28-37 doi:  
10.5358/hsj.31.28
- 20 Matsui, M., M. Dehling、Notes on an enigmatic Bornean megophryid, *Leptolalax dringi* Dubois, 1987 (Amphibia: Anura)、Zootaxa、査読有、3317 巻、2012、49-58 doi. -
- 21 Nishikawa, K., M. Matsui 他 11 名、Molecular phylogeny and biogeography of caecilians from Southeast Asia (Amphibia, Gymnophiona, Ichthyophiidae), with special reference to high cryptic species diversity in Sundaland、Mol. Phyl. Evol. 査読有、63 巻、2012、714-723 doi.  
10.1016/j.ympev.2012.02.017
- 22 Purkayastha, J., M. Matsui、A new species of *Fejervarya* (Anura: Dicroglossidae) from Mawphlang, northeastern India、Asia. Herpetol. Res. 査読有、3 巻、2012、31-37 doi.  
10.3724/SP.J.1245.2012.00031
- 23 Matsui, M., K. Nishikawa 他 3 名、A new species of *Kalophrynus* (Amphibia, Anura, Microhylidae) from Southern peninsular Malaysia、Zootaxa、査読有、3155 巻、2012、38-46 doi. -

- 24 Matsui, M., K. Nishikawa, A new tiny *Kalophrynus* (Amphibia, Anura, Microhylidae) from northern Sarawak, Malaysian Borneo, *Cur. Herpetol.* 査読有、30 巻、2011、145-153 doi. 10.5358/hsj.30.145
- 25 Hamidy, A., M. Matsui, T. Shimada, K. Nishikawa 他 4 名、Morphological and genetic discordance in two species of Bornean *Leptobrachium* (Amphibia, Anura, Megophryidae), *Mol. Phyl. Evol.* 査読有、61 巻、2011、904-913 doi:10.1016/j.ympev.2011.08.020
- 26 Kurabayashi, A., M. Matsui 他 7 名、From Antarctica or Asia? New colonization scenario for Australian-New Guinean narrow mouth toads suggested from the findings on a mysterious genus *Gastrophrynoides*, *BMC Evol. Biol.* 査読有、11 巻、2011、175 doi:10.1186/1471-2148-11-175
- 27 Matsui, M., K. Nishikawa (11人中11番) Systematic relationships of Oriental tiny frogs of the family Microhylidae (Amphibia, Anura) as revealed by mtDNA genealogy, *Mol. Phyl. Evol.* 査読有、61 巻、2011、167-176 doi:10.1016/j.ympev.2011.05.015

〔学会発表〕(計 8 件)

- 1 西川完途・松井正文 他 4 名、インドシナ産 ミナミイボイモリ属数種の分類について、第 52 回日本爬虫両棲類学会、平成 25 年 11 月 2 日、北海道東海大学
- 2 西川完途・松井正文 他 1 名、ベトナム産 ミナミイボイモリ属 (Amphibia: Urodela: Salamandridae) の新種について、第 49 回日本動物分類学会、平成 25 年 6 月 9 日、宮城教育大学
- 3 松井正文・島田知彦 他 1 名、ボルネオ産ト

ビガエル (Amphibia: Anura: Rhacophoridae) の新種について、第 49 回日本動物分類学会、平成 25 年 6 月 9 日、宮城教育大学

- 4 西村龍彦・松井正文、ドリアガエル数種の遺伝的変異、第 51 回日本爬虫両棲類学会、平成 24 年 11 月 11 日、愛知学泉大学
- 5 松井正文・ハミディー = アミール 他 1 名、インドネシア・バリ島産のヒメアマガエル属について、第 51 回日本爬虫両棲類学会、平成 24 年 11 月 10 日、愛知学泉大学
- 6 倉石典広・松井正文 他 1 名、スマトラ産カプトシロアゴガエルについて、第 51 回日本爬虫両棲類学会、平成 24 年 11 月 11 日、愛知学泉大学
- 7 西川完途・松井正文 他 1 名、ベトナム産ヌメアシナシイモリ属の未記載種について、第 51 回日本爬虫両棲類学会、平成 24 年 11 月 10 日、愛知学泉大学
- 8 西川完途・松井正文 他 1 名、マレーシア・サバ州産ヌメアシナシイモリ属の未記載種について、第 83 回日本動物学会、平成 24 年 9 月 13 日、大阪大学

〔図書〕(計 0 件)

〔その他〕

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

松井 正文 (MATSUI, MASAFUMI)  
京都大学・大学院人間・環境学研究所・教授

研究者番号：40101240

### (2) 研究分担者

西川 完途 (NISHIKAWA KANTO)

研究者番号：10335292