

日本生態学会関東地区会会報

第58号

////////////////////////////////////

目 次

特集 1. 2009年日本生態学会関東地区会公開シンポジウム

シンポジウム「若手研究者が描く生態学の未来像」：林 文男・可知直毅	1
鳥の行動生態学的アプローチから：ジュウイチのひなの行動研究：田中啓太	2
異なる分野をつなぐ：社会性昆虫の進化学的研究と今後の生態学：土畑重人	6
マルカメムシ類と腸内共生細菌イシカワエラ：内部共生研究の新しいモデル共生系：細川貴弘	9
植物の系統地理学的アプローチから：日本列島の温帯林構成樹種についての分子系統地理学的研究： 岩崎貴也・村上哲明	14
過去の情報を用いた生物保全へのアプローチ：北米北西部の半自然草原：富松 裕	18

特集 2. 誌上シンポジウム「伊豆諸島および伊豆半島の動物の分子系統地理学と生活史変異」

はじめに島ありきー伊豆・小笠原弧の生物地理と生物群集形成史ー：長谷川雅美	25
伊豆諸島におけるシマヘビの系統地理と形態変化： 栗山武夫・Matthew C. Brandley・片山 亮・森 哲・本多正尚・長谷川雅美	31
伊豆諸島におけるアカネズミの分布と集団遺伝構造：武智玲奈・林 文男	33
伊豆諸島および伊豆半島におけるシモダマイマイの生態的・遺伝的変異：林 守人・千葉 聡	38
オカダトカゲの分布とその起源ー伊豆半島に乗ってきたトカゲー：岡本 卓・疋田 努	44
伊豆半島周辺におけるカワトンボ属 2 種の交雑由来集団：林 文男・苅部治紀	50
コメント：鳥類系統地理から見た伊豆諸島のおもしろさと島の生物進化学のこれから：西海 功	53
コメントにかえて：伊豆諸島のクワガタムシ相の特徴とその起源，他の分類群との比較：荒谷邦雄	56

地区会活動記録およびお知らせ

第29回(2009年)関東地区生態学関係修士論文発表会	60
第30回(2010年)関東地区生態学関係修士論文発表会のお知らせ	62
2009年活動報告	63
2009年会計報告	65
関東地区会運営方法に関するアンケートの集計結果	66
[重要] 2010年からの地区会会報の冊子体の送付希望調査のお知らせ	68

日本生態学会関東地区会発行

2009年12月25日

特集 1. 2009 年日本生態学会関東地区会公開シンポジウム シンポジウム「若手研究者が描く生態学の未来像」

林 文男*・可知直毅

192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京理工学研究科生命科学専攻

(*E-mail: fhayashi@tmu.ac.jp)

2009 年 11 月 7 日 (土) 13:00 ~ 19:30 に、首都大学東京国際交流会館大会議室 (東京都八王子市南大沢 1-1) において、2009 年日本生態学会関東地区会公開シンポジウム「若手研究者が描く生態学の未来像」を開催した。若手研究者に自身の研究内容を研究の背景や研究の進め方を交えて話してもらい、そこから生態学の未来像について考えてもらうという趣旨で開催された。講演者には、自身の研究内容だけでなく、自身の研究の今後の展望と将来の生態学への期待や動向予想についても考えを述べてもらった。

当日は学生・ポスドクを中心に 70 名余りの参加者があり、それぞれの研究内容について活発な質疑応答がなされた。また、今後の研究の動向について、最後の討論の時間に意見を集約した。過去の 20 年間に生態学は急速に発展し、現在は成熟期にさしかかっている。成熟期には、研究は複雑かつ緻密になっていく傾向がある。そんな中で、新しい視点からこれまでの成果を見直すこと、さらなる技術革新に伴い、総合的、長期的、大規模な研究を行うことが今後ますます重要になると予想された。一方で、野外調査において興味深い生物現象を発見することはこれまでどおり大切であること、これから 20 年後も自分自身は研究を続けていると考えている若い研究者が多いこと、女性研究者は今後着実に増えると多くの人が予想していることなどが明らかとなった。逆に、生態学という専門知識を生かせる職業につける見通しについては、今後もけっして明るくないと感じている人が多く、また、保全に関しては、それに特化した新しい分野や組織が将来的には発展するだろうと考えている人が多かった。当日のプログラムは以下の通りである。

○地区委員会 (11:30 ~ 12:30, 中会議室)

○シンポジウム (13:00 ~ 18:00, 大会議室)

- (1) はじめに (可知直毅 首都大)
- (2) 鳥の行動生態学的アプローチから (田中啓太 理研)
- (3) 社会性昆虫の進化学的アプローチから (土畑重人 東大)
- (4) 共生微生物の進化学的アプローチから (細川貴弘 産総研)
- (5) 植物の系統地理学的アプローチから (岩崎貴也 首都大)
- (6) 植物の歴史生態学的アプローチから (富松 裕 東北大)
- (7) 総合討論: 20 年後を想像できるか (林 文男 首都大)

○地区総会 (18:00 ~ 18:15, 大会議室)

○懇親会 (18:15 ~ 19:30, ロビー)

鳥の行動生態学的アプローチから：ジュウイチのひなの行動研究

田中啓太

351-0198 埼玉県和光市広沢 2 番 1 号 理化学研究所脳科学総合研究センター (E-mail: keita@brain.riken.jp)

行動生態学：動物行動への生態学的アプローチ

行動は動物の大きな特徴であり、ほとんどの動物の生活のほぼ全てが行動で成り立っていると言っても過言ではないだろう。行動生態学は、そのような動物行動がどのような生態的機能を持っているのかを調べる学問である。つまり、動物のある行動やそれに関連する形質が、その動物にとってどのような利益をもたらすかを測定し、それがどのような状況で進化してきたかを論じるのである (Krebs and Davies 1997)。筆者はこのアプローチを用い、托卵鳥であるジュウイチの行動を研究してきた。生態学という大きな枠組みの中でどのような特色を持っているかを紹介し、今後の研究の方向性をからめて筆者なりの生態学の未来像を考察する。

研究とその背景

まず、素材であるジュウイチ (*Hierococcyx hyperythrus*) だが、カッコウ目カッコウ科に属しており、東アジアの固有種である。宿主はオオルリ (*Cyanoptila cyanomelana*)、コルリ (*Luscinia cyane*)、ルリビタキ (*Tarsiger cyanurus*) の 3 種が日本では知られており、筆者らは主にルリビタキに托卵されたジュウイチを対象としている。筆者らによる研究以前はほとんど研究もされておらず、従って分類も統一されていない。日本鳥学会刊行の日本産鳥類目録改訂第 6 版 (日本鳥学会 2000) では他の日本産カッコウ類 3 種と同じく *Cuculus* 属とされているが、近年刊行された Birds of the World (Gill and Wright 2006) およびカッコウ目鳥類目録 The Cuckoos (Payne 2005) では、東アジアの熱帯に生息する複数の種とともに上述の属に変更されている。分類だけでなく、日本産のカッコウ類、カッコウ (*C. canorus*)、ホトトギス (*C. poliocephalus*)、ツツドリ (*C. saturatus*) と比べて形態も異なっており、一風変わった存在であると言える。

中でも最も大きく変わっているのは雛の特徴である。ジュウイチの雛は翼の裏側に羽根が生えておらず、口内と同色の鮮やかな黄色の皮膚が裸出している部分



A



B

図 1. (A) 給餌にやってきた宿主であるルリビタキに対し、翼のパッチをディスプレイするジュウイチの雛。(B) 誤って翼のパッチに給餌を試みる宿主。

がある (以下パッチ)。さらに、宿主から給餌を受ける際、翼を持ち上げて揺らし、そのパッチを宿主に向けてディスプレイするのだ (図 1A)。托卵鳥はおろか、他の鳥類でもこのような形質を持った鳥は未だに見つかっていない。この形質が国際的に発表されたのは筆者らによる 2005 年の論文だが (Tanaka and Ueda 2005)、国内での最初の発表は山口 (1994) によるものである。それ以前にも一般紙には写真として掲載されているが (堀田 1992)、長らく研究対象とはされていなかった。筆者がジュウイチを対象に研究を行うようになったのはひとえに当時の指導教員であり、共同研究者でもある立教大の上田恵介教授による。上田教授は長らくジュウイチに関する着想を温めており、筆者が修士課程に在籍する以前から既に研究を始めていた。

托卵鳥研究はヨーロッパで非常に盛んであり、雛の行動、特に宿主操作に関する詳細な研究も多く行われている (Brooke and Davies 1989; Kilner et al. 1999; Kilner and Davies 1999; Soler et al. 1995)。カッコウのような托卵鳥は宿主となる小型のスズメ目を騙して子を育てさせる。これはつまり宿主である小鳥が強く持っている自分の子に対する世話への衝動を搾取しているということであり、親子間という社会システムを標的とする紛れもない寄生者である。そのため、托卵鳥を研究することは生物学的意義も大きく、かつ広く関心を集められるため、Nature 誌を始め、多数の論文が発表されている (Brooke and Davies 1988; Kilner et al. 1999)。しかし、これらの研究のほとんどはカッコウ 1 種に限られていた。

これはおそらくヨーロッパの大部分の地域にはカッコウ 1 種しか托卵鳥が存在しないためであろう。一方、日本には 4 種もの托卵鳥が生息しており、雛の宿主操作を研究する上では理想的であるにもかかわらず、雛の行動を扱った研究はなかった。そこを上田教授はチャンスと考え、計画を立ち上げた。大学院生として上田研究室に在籍することになった筆者は与えられたテーマとして野外調査を実施した。その結果、宿主がジュウイチの雛のパッチをその口と間違え、餌を与えようとするのを発見し (Tanaka et al. 2005; 図 1B)、また、実験によってその機能を実証した (Tanaka and Ueda 2005)。パッチを黒く塗る処理を行った場合、宿主による給餌回数が減少したのである。これらの結果からジュウイチの雛は、巣内にいる雛の数を実際より多く錯覚させ、より多くの餌を運ばせるよう、宿主を操作しているということが示唆された。

野外調査：生態学的アプローチ

さて、多くの生態学研究は野外調査によって成り立っているが、筆者らの研究も同様である。調査は富士山の中腹、標高約 2,000 m 付近の森林内で行っている。この調査地は純粋に対象種だけを考えれば理想的である。宿主であるルリビタキは林床の地面にある穴の中などに巣を作るが、高い標高により気温は低く、ササなどの下草は育たないため、林床は稚樹以外ほとんど生えておらず、地表を覆うコケのみで、巣を探すのが容易である。宿主の生息密度が他と較べても高く、托卵という確率変動が大きい現象を扱う上では申し分ないと言えるだろう。また、調査地としての富士山の

大きな利点は都心からのアクセスである。距離にして 150 km 以内、車では 3 時間はかからない。

しかし、このような環境の豊かさやアクセシビリティは、行楽地としての利点でもあるため、シーズンには混雑が起こり、研究を行う上では大きな制約となる。今夏も登山客は 20 万人を超え、お盆などのピーク時はあまりの混雑で入山できず、時としてデータ収集を諦めざるを得なくなるような状況もあった。ただ、ここまで来ると安全や治安上の問題も生じてくるため、自治体も入山規制を行うなど対策を講じているが、現時点では筆者らも許可を受けられる立場を維持しているものの今後予想される規制強化には十分に準備する必要があるだろう。また、行楽客との接触が避けられないため、細心の注意が必要である。9 年間、調査を行ってきた中で、直接的なトラブルは無かったものの、物的被害は生じている。例えば、巣を撮影中のビデオカメラや、霞網を張るために用意してあるポールなどが盗難に遭い、また、アマチュアカメラマンと思しき人物がジュウイチの雛の撮影を試み、巣立ち間際の雛が宿主から放棄されてしまったこともあった。

自然個体群を扱う上で、上述のような社会的な制約だけでなく、自然環境そのものによって生み出される制約も存在する。まずは何と言っても例数の確保であり、全ての制約は最終的にここに帰結する。托卵という現象は宿主の巣の数に完全に依存しているものである。全ての巣が托卵される状況は非現実的であり、托卵された巣を見つけるためにはある程度の数の宿主の巣を確保しなければならない。しかし、標高 2,000 m 付近の富士山に平坦な地形など皆無であり、また、天候もめまぐるしく変わる。酸素濃度も平地に較べて 80% 程度になるため、体調や順応の程度によっては高山病になることもあり、必然的に見つけられる巣の数は限られている。

また、小鳥というのは生態系の中ではどちらかというと弱者であり、少なくとも雛を巣立たせるまでに限っても繁殖成功を脅かす様々な要因があり、それは研究者の例数にも直接影響してくる。例えば、低い気温や、濃霧による結露などで小さな雛は簡単に死んでしまう。また、地面に営巣しているため、集中的に雨が降った場合には巣そのものが崩れたり、浸水したりすることもある。しかし、繁殖失敗の最も大きな要因は捕食である (Martin 1993)。捕食者は大きく 3 種類に分けられ、卵や小さい雛は齧歯類、イタチ科の肉食

獣も同様で、巢立ち雛はカケス (*Garrulus glandarius*) などに補食されているが、中でも被害が甚大なのは肉食獣による捕食である。調査地にはテン (*Martes melampus*) とオコジョ (*Mustela erminea*) の 2 種類のイタチ科獣がおり、ジュウイチや宿主のルリビタキの最大の天敵はテンであると考えられる (Morimoto et al. in prep.).

一般的に肉食獣は学習能力が高く、記憶力もよいと言われている。また、主に夜行性であるため、我々ヒトとは比較にならないほど嗅覚が鋭敏である。調査者がどんなに気をつけても、また、認知できなくても、おそらく彼らは人間の匂いを検知できるだろう。研究で野鳥の巣を扱うということは物理的な接触が避けられないことを意味し、すると、捕食者において、ヒトの匂いと餌 (卵・雛) に連合学習が起ってしまうことは想像に難くない。現時点では状況証拠に過ぎないが、筆者らの調査地でも同様のことが起きていると考えられる。最も捕食圧が高かった昨年、発見した巣のほとんどが捕食されたにもかかわらず、調査地内で巢立ち雛は確認されたため、発見されなかった巣では繁殖が成功していた。また、捕食者が捕食防除を突破することが年々多くなってきた。

例数の減少は問題ではあるが、研究調査の生態系への影響という点を考慮すると、人為的な影響によって対象動物の行動に変化を起こしてしまうことのほうが深刻だろう。実際、我々の調査地でもそれと思しき現象が観察された。これまでルリビタキは育雛を開始後は巣の放棄をすることはなかったが、昨年、これが 2 例観察された。おそらく高い捕食圧が影響していたと考えられる。幸い、それ以降は観察されていないが、人為的影響が継続すればこの行動が定着してしまう可能性があり、そのような事態を未然に防ぐ必要があるだろう。本年の調査においては、捕食対策として 2 種類の対策を講じた。捕食者の除去と動物忌避剤の設置である。罾は餌が不足していると思われる春先に設置し、動物忌避剤は Wolf Pee (<http://www.wolfpee.com/>) を用いた。1 シーズンしか行っていないため、結果は予備的ではあるが、一定の効果は認められたといえるだろう (Morimoto et al. in prep.). しかし、このような人為的な影響は調査開始当初から考慮し、対処すべきであった。これを読んで参考にいただければ本望である。

今後の展望とまとめ

行動生態学にとっての究極的なブラックボックスの一つに、動物がある行動を取る際の、意志決定のプロセスが挙げられるが、これを解明するためには比較認知・神経生理学的アプローチを取り入れる必要がある (Voss et al. 2007). 筆者は現在、英国 Cambridge 大学の Stevens 博士と共同で、色覚における宿主の選好性と、ジュウイチや宿主の雛の口の中や翼角の色の関係を解明する計画を立てている。鳥類は色受容体を 4 種類持っており、それぞれの要素の組み合わせによって知覚される色は決まるので、3 種類しか受容体を持たないヒトと同列に扱うことはできず、また、ヒトには見えない紫外線も見ることができるため、鳥にとっての色や、その選好性を調べるためには数理モデルを適用する必要がある (Endler and Milke 2005; 図 2). まずは分光光度計を用いて測定したスペクトルデータを元に、ルリビタキにとってジュウイチの口やパッチはどのように見えており、どのような意味を持っているのかを解明しようと考えている。

最後に、生態学は“泥臭い”科学であるといえる。多くの生態学者は埃や汗にまみれ、またはずぶ濡れで凍えながらデータを取っている。それはそれで魅力の

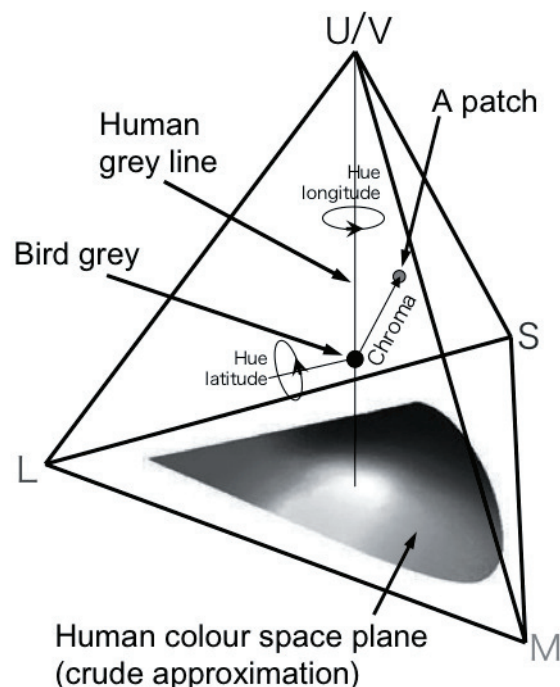


図 2. ヒトと鳥類の色覚における違い。ヒトの色覚は底辺の平面上に表現できる。頂点 L は赤、頂点 M は緑、S は青、黄色は L-M 辺側の中あたりが存在する。中心は白。一方、鳥が認識する色は UV を合わせた 3 次元空間のどこかに存在し (e.g., A patch), 言語では表現できない (Endler and Milke 2005 より改変)。

一つと言えるが、その苦勞を凌駕する生態学の醍醐味は、それが"生"の生物学であるということなのではないだろうか。我々が扱っているのは生来の環境にいる wild type の生物であり、それは生物学の他のどの領域でも行っていないことである。確かに新技術の導入・他分野との融合は非常に重要であるし、実際、これまでも分子生物学や生理学など、他分野における概念や技術を取り込むことで生態学も飛躍的な発展を遂げてきた。今後もそういったことは起こっていくだろうし、そこに障壁を設けてはならない。しかし、我々生態学者は元来持っている“泥臭さ”というものを忘れてはならないだろう。

謝辞

立教大の上田恵介教授、森本 元博士にはこれまで研究を遂行する上で多大な助力をいただいた。この場を借りて改めて謝意を表したい。

引用文献

- Brooke ML, Davies NB (1988) Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335 : 630-632.
- Brooke ML, Davies NB (1989) Provisioning of nestling cuckoos *Cuculus canorus* by reed warbler *Acrocephalus scirpaceus* hosts. *Ibis* 131 : 250-256.
- Endler JA, Mielke PW Jr (2005) Comparing entire colour pattern as birds see them. *Biological Journal of the Linnean Society* 86 : 405-431.
- Gill F, Wright M (2006) *Birds of the World : Recommended English Names*. Christopher Helm, London.
- 堀田 明 (1992) 青い鳥に育てられて. *アニマ* 237 : 82-86.
- Krebs JR, Davies NB (1997) *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach* (4th Ed). Blackwell, Malden, MA.
- Kilner RM, Davies NB (1998) How selfish is a cuckoo chick? *Animal Behaviour* 58 : 797-808.
- Kilner RM, Noble DG, Davies NB (1999) Signals of need in parent-offspring communication and their exploitation by the common cuckoo chicks. *Nature* 397 : 667-672.
- Martin TE (1993) Nest predation and nest sites. *BioScience* 43 : 523-532.
- 日本鳥学会 (2000) 日本鳥類目録改訂第 6 版. 日本鳥学会, 帯広.
- Payne RB (2005) *The Cuckoos*. Oxford Univ Press, New York.
- Soler M, Martinez JG, Soler JJ, Møller AP (1995) Preferential allocation of food by magpies *Pica pica* to great spotted cuckoo *Clamator grandarius* chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37 : 7-13.
- Tanaka KD, Morimoto G, Ueda K (2005) Yellow wing-patch of a nestling Horsfield's hawk cuckoo *Cuculus fugax* induces miscognition by hosts : mimicking a gape? *Journal of Avian Biology* 36 : 461-464.
- Tanaka KD, Ueda K (2005) Horsfield's hawk-cuckoo nestlings simulate multiple gapes for begging. *Science* 308 : 653.
- Voss HU, Tabelow K, Polzehl J, Tchernichovski O, Maul KK, Salgado-Commissariat D, Ballon D, Helekar SA (2007) Functional MRI of the zebra finch brain during song stimulation suggests a lateralized response topography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 104 : 10667-10672.
- 山口喜盛 (1994) 丹沢山地における鳥類の希少な繁殖例について. *神奈川自然誌資料* 15 : 49-51.

異なる分野をつなぐ：社会性昆虫の進化学的研究と今後の生態学

土畑重人

153-8902 東京都目黒区駒場 3-8-1 東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻広域システム科学系
(E-mail: dobatan@gmail.com)

知りうること、知るべきこと、知りたいこと

自然現象に関して我々が現在「知らないこと」の存在を認識し、その輪郭を共有するのが個別科学の役割であるとすれば、「知らないこと」にアプローチするための科学研究の第一歩はどこに踏み出せばよいだろうか。筆者は、その方向には3つの要素があると考えている。すなわち、「知りうること」、「知るべきこと」、「知りたいこと」という要素である。そしてこれら最大3要素のバランスのもとで、研究は進んでいくと考える（図1）。

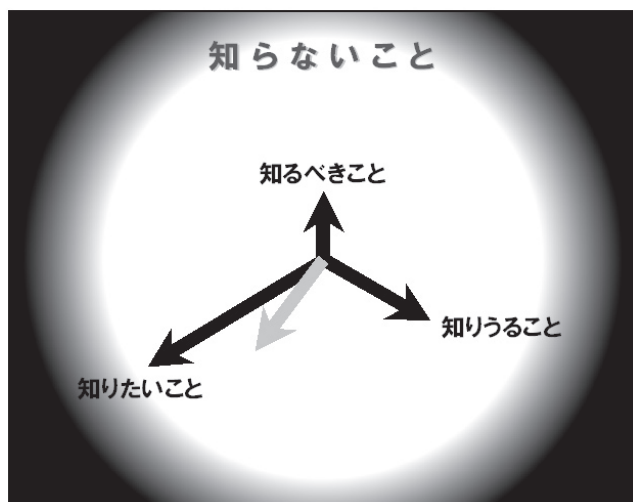


図1. 「知らないこと」に取り組むにあたって、研究の進む方向は、「知りうること」「知るべきこと」「知りたいこと」によって規定される。

今年の日本生態学会関東地区会シンポジウムでは、生態学の20年後を考えることに主眼が置かれた。本稿では筆者の発表内容の補足として、2009年現在の生態学の地平に立って20年後を展望するとき、上にあげた3要素が具体的に何を意味するかを、筆者の研究を交えながら概観してみたい。読者諸賢には、自身の研究分野に置き換えてお読みいただければ幸いである。

まず「知りうること」である。解析技術の進展によって、これは日進月歩で拡大しつつある。20年前には、PCRがこれほどまでに生態学の研究手法として定着すると予想されていただろうか。また、地球規

模で生物個体の追跡を行うバイオリギング技術の発達が予想されていただろうか（日本バイオリギング研究会2009）。現在同じ状況にある技術として、たとえば第二・第三世代シーケンサを用いた大規模ゲノム解析法がある（Rokas and Abbot 2009）。今後20年の間には必ずや、現在の最先端技術は我々にとってたやすく利用できるものとなっているであろう。

次に「知るべきこと」である。人為的改変による環境変動の危険性が叫ばれて久しい。また、生物多様性条約の締約国会議は1992年の締結以来回を重ね、来年（2010年）には第10回会議（COP10）が名古屋にて開催される。地域規模から地球規模にいたるまで、差し迫った問題に対して生態学者が果たせる役割は小さくないはずである。関与の方法には意見の相違もあるだろうが、今後20年間の我々も社会の要請と無縁でいられないことは間違いない。V.ヴォルテラがアドリア海の漁獲量の変動の原因を研究する過程でロトカ=ヴォルテラ方程式に辿り着いた逸話を引くまでもなく、社会的要請は新しい学問分野を開拓する原動力となりうるのである。

三つ目は「知りたいこと」である。生態学にとって、今後20年で「知りたいこと」は何であろうか。筆者の見解を述べる前に、ここで強調しておきたいことがある。それは、生態学はその理論的背景において「多系統群」だということである。たとえば生態系生態学の理論と進化生態学の理論とは、異なる時空間スケール、異なる構成単位に基づいて構築されており、相互がどれくらい連関（独立）しているのかについての統一的理解にはまだ程遠い状態のように思われる。

筆者としては、今後20年をかけて研究する価値があるかもしれない「知りたいこと」の一つとして、生態学の個々の分野どうしの関連性、を挙げたい。具体的な指針は、自分の扱う現象が他の分野ではどのように扱われうるか、を考えてみることである。たとえば、進化生態学と生態系生態学との関連性を取り扱った先駆的な研究として、イトヨの種分化が生態系機能に影響を与えていることを実証したHarmon et al. (2009)

を挙げておく。

異なる分野をつなぐ：アミメアリ研究を例に

より細かな分野の間についても、関連性を考えることで研究の新たな展開が望めるかもしれない。以下では、筆者の研究紹介を兼ねて、「自分の扱う現象が他の分野ではどのように扱われうるか」を考えてみたい。筆者は単為生殖を行う社会性昆虫の 1 種アミメアリ *Pristomyrmex punctatus* を材料として、コロニー内での協力と裏切りの進化に関する社会生物学を研究テーマとしている。潜在的な裏切り戦略の脅威のもとで協力がどのように進化してきたかは、社会生物学において主要な問題のひとつとなっており (Maynard Smith and Száthmary 1995), Hamilton (1964) の包括適応度理論に端を発する理論研究や、微生物を用いた実験室内での研究 (West et al. 2006) は盛んに行われている。一般に、裏切り戦略者は自らが依存する社会を破壊してしまうため進化的には短命であるとされ、事実、野外で検証可能な系は思いのほか少ないのが現状である。

アミメアリでは、通常の実社会性昆虫と異なり女王階級が二次的に失われ、コロニー内の全個体が労働と繁殖との双方を担う共同繁殖を行っている。先行研究において、大型で発達した卵巣を持ちながらも労働を行わないため、コロニー全体の生産性を低下させてしまう利己的形質を持った個体 (大型個体) が一部集団のコロニーに混在していることが知られてきた (Itow et al. 1984)。筆者らは遺伝マーカーを用いた解析により、特定の遺伝子型が世代をまたいで大型個体特異的に見られることを発見した (Dobata et al. 2009)。これらの遺伝子型を持つ大型個体は、通常個体の系統とは遺伝的に独立した裏切り者系統であるということが出来る。

野外での短命性が予測される裏切り者系統は、アミメアリにおいてどのくらいの期間存続しているのだろうか。新規に開発したマイクロサテライトマーカーを用いて裏切り者系統の存続世代数を推定したところ、およそ 100 ~ 10000 世代という値を得た (Dobata et al. submitted)。先行研究の実測値から (Tsujii 1995)、裏切り者系統は 20 世代以内に自身のコロニーを崩壊させてしまうことが予測されるため、推定された存続世代数は、裏切り者系統が何らかのメカニズムで進化的デッドエンドを回避していることを示唆して

いる。

集団遺伝学的な解析により、裏切り者系統の個体は他のコロニーに侵入し、そこで繁殖していることが明らかになった (Dobata et al. submitted)。これによって短期間での系統の絶滅は回避できるように思われる。しかしながら、裏切り者系統の侵入によって他のコロニーも崩壊の危機に直面してしまう。たとえば南アフリカのミツバチにおいては、裏切り者系統の侵入拡大によって、わずか 10 年で裏切り者系統を含めた大規模な個体群の絶滅が生じたことが知られている (Neumann and Moritz 2002)。アミメアリの裏切り者系統が、そのような個体群の崩壊を生じさせずに存続できたメカニズムは何であろうか。

前置きが長くなったが、ここで「他の分野を考えること」が役立ってくる。コロニー単位で構成されたアミメアリ通常個体の集団は、パッチ状に分布した個体群構造と類似している。また、そこに侵入して通常個体の個体数を減少させ、コロニーを崩壊させる裏切り者系統は、捕食者や寄生蜂と類似の戦略として捉えることができるであろう。パッチ状に分布した被食者・捕食者 (ホスト・パラサイト) 関係の動態、特にその存続については、先行研究によってよく調べられている。存続条件として大きな効果を持つのは、個体群の持つ空間構造とパッチ間移動の空間的制約である (Briggs and Hoopes 2004)。この空間的制約は、パッチごとの個体群動態に非同期をもたらし、結果として個体群全体として見た場合には両者の存続を実現することになる。

アミメアリにおいても、コロニー間移動の空間的制約が裏切り者系統の存続に貢献している可能性がある。調査集団では、裏切り者系統、通常個体系統ともに、地理的距離が離れるほど遺伝的距離も離れるという「距離による隔離 isolation by distance」が 3 km 四方ほどの範囲内で検出された (Dobata et al. submitted)。これは、裏切り者系統を含め、個体の移動が空間的に制約されていることを示す結果である。さらに、移動の制約を表現する格子モデルを用いて、裏切り者系統と通常個体系統の動態を再現したシミュレーションによって、実証データから得られたパラメータ範囲において裏切り者系統の長期存続が実現することを確認している (Dobata et al. in prep.)。社会生物学の典型的な材料である裏切り者系統と通常個体系統の系が、空間構造のある野外条件に存在するこ

とで、相互作用する 2 種の系の動態と相似なものとして扱うことが可能となるのである。

実は、社会性昆虫学においては、社会寄生種（ワーカーを生産せず、子の養育を宿主種に完全依存する種）と宿主種とが系統的に近縁であるという経験則（Emery's rule ; Emery 1909）に基づき、社会寄生種は宿主種内で生じた裏切り者系統（たとえば女王のみを生産する突然変異体）から同所的種分化によって進化したという仮説が存在する（Hölldobler and Wilson 1990）。しかしながら、同所的種分化に伴う困難さとともに、（先行研究ではほとんど言及されていないが）裏切り者系統の進化的短命性がこの仮説の問題点として挙げられる。アミメアリの裏切り者系統は、コロニー労働を担う通常個体を生産しないという意味で社会寄生的である。宿主である通常個体系統から同所的に生じた裏切り者系統として、アミメアリは Emery's rule がまさに適用できる材料であり、さらに同所的種分化の困難については単為生殖によって回避されるため、裏切り者系統の進化的短命性に関連する問題のみに焦点を絞った研究が可能である。筆者らの研究で明らかになった空間構造のもとでの裏切り者系統の存続メカニズムは、協力と裏切りという種内の小進化からホストとパラサイトという種間の相互作用への進化的移行が実際に生じうることを例証するものである。今後の課題として、拮抗的共進化など 2 種の相互作用系において期待されるような現象がアミメアリにおいても観察されるかどうかを検証していくことなどが考えられる。

以上甚だ不十分ではあるが、裏切り者系統という社会生物学の研究材料を種間相互作用の観点で研究することで新たな研究の展開が可能かもしれないという視点に基づき、筆者の研究を紹介した。

おわりに

冒頭で筆者は、生態学の今後 20 年について、「知っていること」「知るべきこと」「知りたいこと」に分けて若干保守的な私見を述べた。本稿を締めくくるにあ

たって、研究者個人にとって上記の 3 要素は生態学のそれと同じである必要はない、ということを述べたい。分野全体の潮流は、研究者の方針決定の助けになることもあるが、その潮流は我々自身が作っているのだということを忘れてはならない。自分の目の前にある個々の課題に対して、上記 3 要素のいずれかを先鋭化させて研究を進めていくことで、生態学にとってのブレイクスルーを見出すことができるかもしれない。あるいは、その研究はすでに生態学の枠内にとどまらないものとなっているかもしれない。分野の枠組を内部から越えていける可能性が、生命の多様性と向かい合ってきた生態学には常に開かれているのである。

引用文献

- Briggs, C. J. and Hoopes, M. F. (2004) *Theor. Popul. Biol.* 65 : 299-315.
- Dobata, S. et al. (2009) *Proc. R. Soc. London B* 276 : 567-574.
- Emery, C. (1909) *Biol. Zent. Bl.* 29 : 352-362.
- Hamilton, W. D. (1964) *J. Theor. Biol.* 7 : 1-52.
- Harmon, L. J. et al. (2009) *Nature* 458 : 1167-1170.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press.
- Itow, T., et al. (1984) *Insect. Soc.* 31 : 87-102.
- Maynard Smith, J. and Szathmáry, E. (1995) *The Major Transitions in Evolution*. Oxford University Press.
- Neumann, P. and Moritz, R. F. A. (2002) *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52 : 271-281.
- 日本バイオロギング研究会 [編] (2009) 『バイオロギング: 最新科学で解明する動物生態学』. 京都通信社.
- Rokas, A. and Abbot, P. (2009) *Trends. Ecol. Evol.* 24 : 192-200.
- Tsuji, K. (1995) *Am. Nat.* 146 : 586-607.
- West S. A. et al. (2006) *Nat. Rev. Microbiol.* 4 : 597-607.

マルカメムシ類と腸内共生細菌イシカワエラ：内部共生研究の新しいモデル共生系

細川貴弘

305-8566 茨城県つくば市東 1-1-1 中央第 6 産業技術総合研究所ゲノムファクトリー研究部門

(E-mail : th-hosokawa@aist.go.jp)

1. はじめに

多くの昆虫が体内に共生微生物を保持しており、一部のグループでは共生微生物なしでは生存・繁殖できない絶対的共生関係が進化している。アブラムシ類をはじめとした同翅亜目昆虫やツエツエバエ類における絶対的共生系は古くから研究されており、共生細菌は体内の菌細胞という特別な細胞の細胞質中に存在し、宿主のメス親から子へ垂直伝播されることが知られている (Buchner 1965 など)。これらの共生系における垂直伝播は宿主のメス親の体内 (生殖器官) で起こるため、その現象をライブで観察したり、そこに実験的操作を加えることは事実上不可能であった。

近年、著者らはマルカメムシ類と腸内共生細菌の間の絶対的共生関係を発見した (Fukatsu and Hosokawa 2002; Hosokawa et al. 2006)。この共生系の注目すべき特徴は、共生細菌の垂直伝播がメス親の体外で起こるため、その観察や実験的操作が容易におこなえる点である。本稿では、まずマルカメムシ類の共生系の特徴について詳述し、次に垂直伝播の実験的操作をおこなった研究例 (Hosokawa et al. 2007) について紹介する。

2. マルカメムシ類と腸内細菌の共生系

マルカメムシ類

マルカメムシ類は異翅亜目の中に 1 つの科 (マルカメムシ科 Plataspidae) を形成し、日本国内では 3 属 (*Coptosoma* 属, *Megacopta* 属, *Brachyplatys* 属) 12 種が記載されている。そのほとんどがマメ科植物をエサとして利用するが、種によって利用する植物種は異なっている (友国ら 1993)。日本国内においてもっとも普通に見られるのはクズやダイズなどを吸汁するマルカメムシ *Megacopta punctatissima* (図 1A) であり、しばしば大量発生して悪臭を放つ不快害虫として知られている。

腸内共生細菌イシカワエラ

マルカメムシ類を含む植物食性のカメムシ類には一般的に中腸の後端に盲嚢部と呼ばれる特別な構造

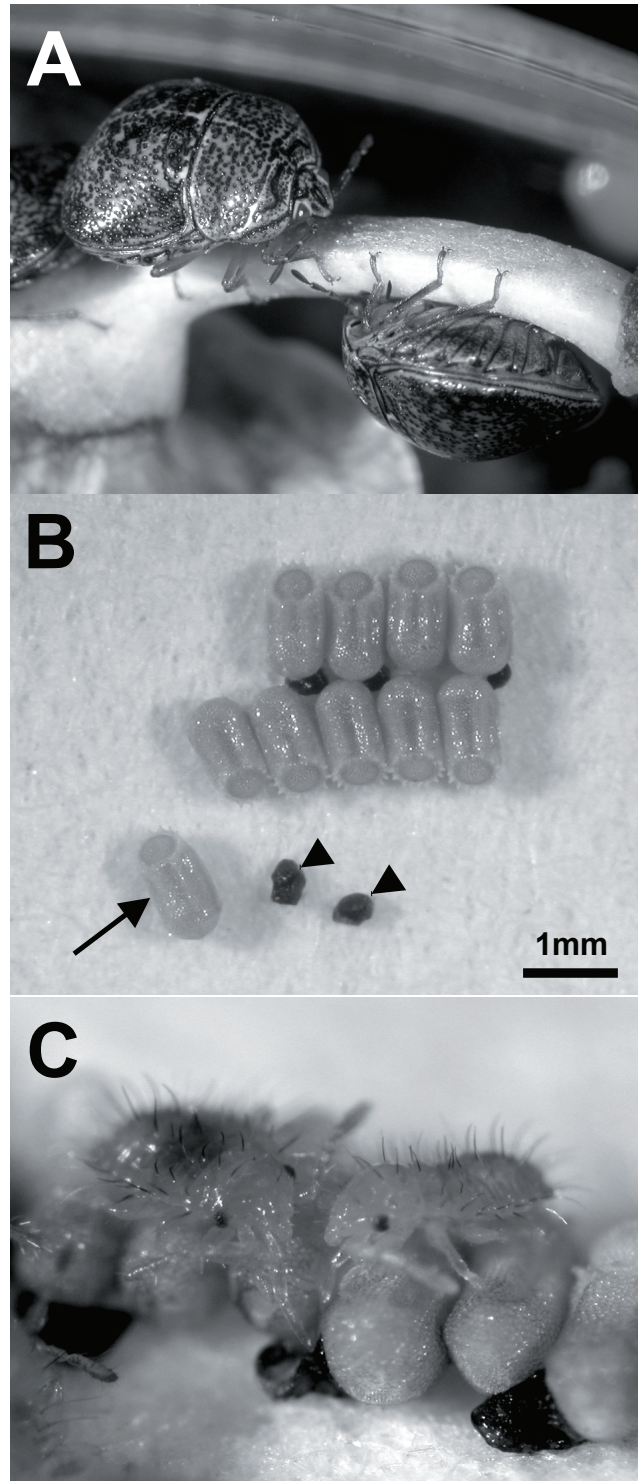


図 1. (A) マルカメムシの成虫。
(B) マルカメムシの卵塊。矢印と矢頭はそれぞれ取り外した卵とカプセルを指している。
(C) カプセルを吸うマルカメムシの孵化幼虫。

が存在し、その内腔は単一種の共生細菌で埋め尽くされている (Buchner 1965; 菊池 2004). マルカメムシ類の腸内共生細菌の *16S rRNA* 遺伝子の配列を調査し分子系統解析をおこなったところ、共生細菌は大腸菌 *Escherichia coli* などが属するガンマプロテオバクテリアの仲間であることが明らかとなった (図 2). この系統樹で注目すべき点は二つある. 一つはマルカメムシ類の腸内共生細菌はカメムシの種によって異なるが、それらは単系統群を形成することである. この生物学的意義については後の節で解説することにして、ここではこのクレードに属する細菌、すなわちマルカメムシ類の腸内共生細菌はイシカワエラ (*Ishikawaella*) と名付けられていることだけを述べておく. もう一つの注目すべき点は、腸内 (細胞外) 共生細菌であるイシカワエラの周辺に位置する細菌は他の昆虫類の細胞内共生細菌となっていることである. 今後、イシカワエラとこれらの細胞内共生細菌の間でゲノム比較や遺伝子発現比較をおこなうことで、昆虫類における内部共生の多様性と一般性が遺伝子レベル

で解明される可能性は高い.

カプセルによる垂直伝播

すでに述べた通り、マルカメムシ類の共生系のもっともユニークな特徴は、共生細菌であるイシカワエラの垂直伝播が宿主のメス親の体外で起こることである. マルカメムシ類はすべての種が卵塊を形成して産卵するが、産卵の際、メス親は必ず卵塊の下側に暗褐色の小粒をいくつか産みつける (図 1B). この小粒は「カプセル」と呼ばれており、その内部には産卵したメス親の中腸に由来するイシカワエラが多量に含まれている (Hosokawa et al. 2005). 卵から孵化した幼虫はすぐにカプセルを探り、口吻を使ってカプセルの内容物を摂取する (図 1C). つまりイシカワエラはカプセルを介してメス親から子へと垂直伝播されるのである (Fukatsu and Hosokawa 2002; Hosokawa et al. 2006). この垂直伝播機構はマルカメムシ科のすべての種に共通して見られる特徴であるが、他の科のカメムシでは見つかっていない.

ところで、このような伝播機構では、卵塊からカプ

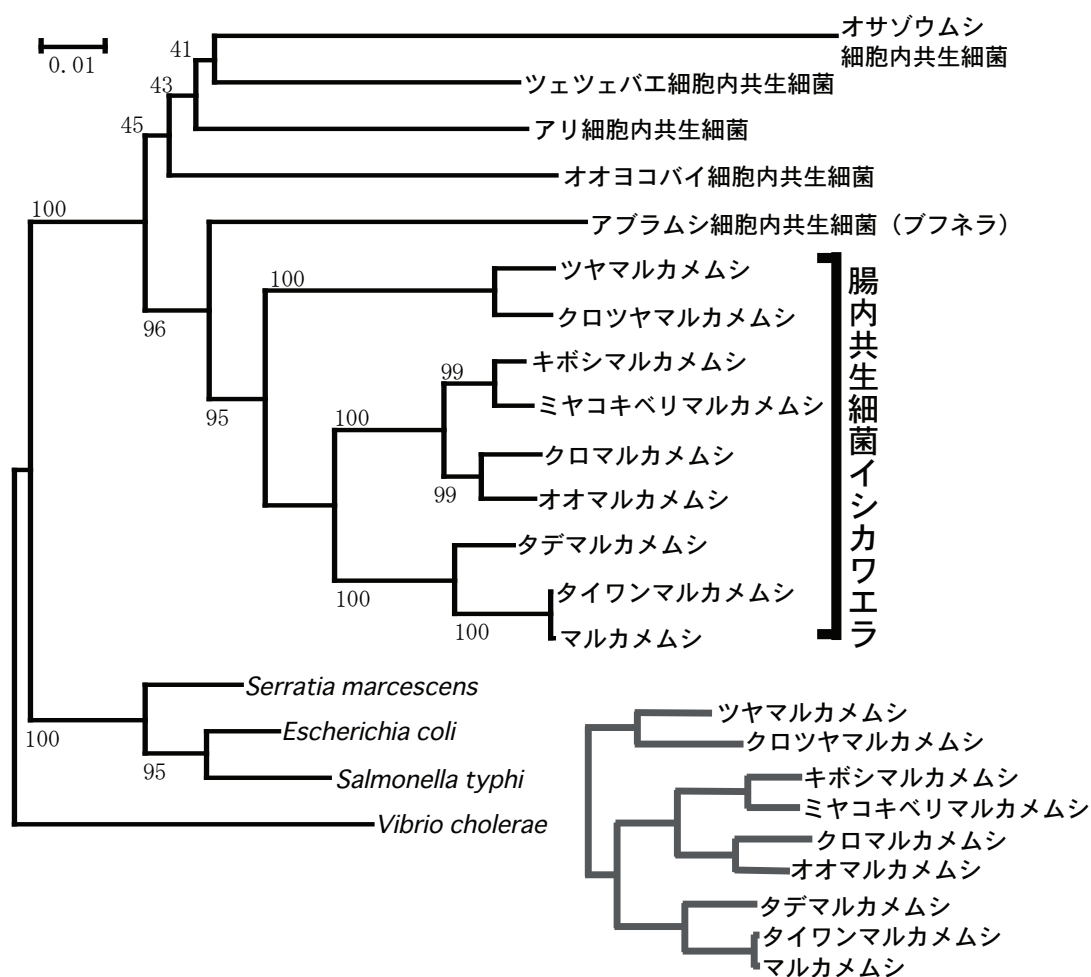


図 2. *16S rRNA* 遺伝子配列に基づくガンマプロテオバクテリアの近隣結合系統樹. 数値はブートストラップ値. 右下は宿主カメムシのミトコンドリア *16S rRNA* 遺伝子配列に基づく系統樹の分岐パターン.

セルが脱落したり幼虫がカプセルを見つけ損なう可能性があるため垂直伝播の確実性は低いように思えるが、予想に反してイシカワエラはこの伝播方法で連綿と伝えられてきている。分子系統解析はイシカワエラの単系統性を示したが (図 2), その分岐パターンを宿主カメムシの系統樹のもの (図 2 右下) と比べると、完全な一致が見られる。これは各々の種が保持しているイシカワエラは共通祖先を持ち、宿主カメムシの種分化に引き続いて共種分化してきたことを意味している。言い換えると、イシカワエラは各マルカメムシ類が種分化する以前から現在まで延々と垂直伝播され続けているのである。

マルカメムシ類の「カプセル」は、生物現象として面白いだけでなく、他の共生系では実現できなかった垂直伝播の実験的操作を可能にする。たとえば、孵化直後の幼虫に異種のカプセルを吸わせることによって各カメムシと各イシカワエラを自由に組み合わせる共生させることができる。そのような実験の例については次章で詳しく紹介する。

イシカワエラの生物機能

マルカメムシ類では孵化前の卵塊からカプセルをすべて取り除いておくことでイシカワエラを持たない宿主個体を得ることができる。図 3 はマルカメムシ *M. punctatissima* における、イシカワエラを保持する個体と保持しない個体の成長パフォーマンスを比較した結果である。イシカワエラを保持していない幼虫は保持する幼虫に比べると羽化率が低く (すなわち幼虫期の死亡率が高く)、羽化しても体サイズが小さい。加えて、イシカワエラを保持せずに成長した個体では、成長の遅延、白っぽい体色などさまざまな異常が見られ、繁殖することなく羽化後数日で死亡することも明らかになっている。つまりマルカメムシが正常に成長・繁殖するためにはイシカワエラは絶対的に必要ということである。ここではマルカメムシの結果を示したが、*Coptosoma* 属、*Brachyplatys* 属の種についても同様の結果が得られており (Hosokawa et al. 2006), イシカワエラとの絶対的共生関係はマルカメムシ類のすべての種に共通して見られる特徴と考えられる。

残念ながらイシカワエラの具体的な生物機能は現在のところ解明されていない。マルカメムシ類は植物の師管液のみをエサとしているが、一般的に植物の師管液は糖分以外の栄養素に乏しく、昆虫類の成長や繁殖に十分な物質を含んでいるとは考えにくい。おそらく

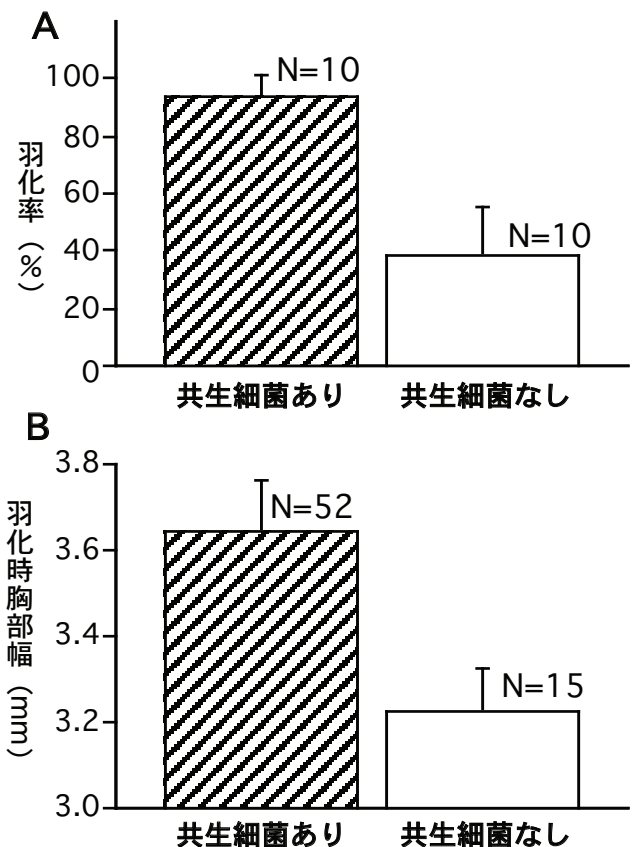


図 3. マルカメムシにおけるカプセルを吸わせた幼虫 (共生細菌あり) と吸わせなかった幼虫 (共生細菌なし) の成長パフォーマンスの比較. (A) 羽化率, (B) 羽化時の胸部幅. どちらのグラフも平均値と標準偏差を示しており、実験区間には統計的に有意な違いが見られる ($P < 0.0001$).

は、エサの中に不足している栄養分をイシカワエラが合成して宿主カメムシに供給していると思われる。アブラムシ類はマルカメムシ類と同様に植物の師管液のみをエサとしているが、成長に必須なアミノ酸の供給を細胞内共生細菌であるブフネラに依存していることが栄養生理学的研究とブフネラの全ゲノム解析によって明らかにされている (Douglas 1998; Shigenobu et al. 2000). 今後、マルカメムシ類とイシカワエラの共生系についても同様の解析をおこなうことで共生関係のメカニズムが物質レベルで解明されるであろう。

3. イシカワエラの置き換え実験の例

マルカメムシと台湾マメカメムシのエサ植物利用能力の違い

マルカメムシ *M. punctatissima* は本州、四国、九州に生息し、クズやダイズなどの複数のマメ科植物をエサとして利用している。一方、南西諸島以南に生息する同属近縁種の台湾マルカメムシ *M. cribraria* は、

もっぱらタイワンクズをエサとしており、他の植物からの吸汁はまれである (友国ら 1993)。2 種は体色や体サイズなどで形態的にはっきりと区別できるが、実験室内で交配させると妊性のある雑種が産まれることから遺伝的にはさほど分化していないと考えられる。

野外で異なるエサ植物を利用していることから、2 種のエサ植物利用能力は異なっている可能性が考えられるが、これは実験室内飼育における繁殖パフォーマンスの比較によって確認することができる。マルカメムシはダイズとエンドウをエサにした飼育系においてほぼ正常に成長・繁殖する。ところが同じ飼育系でタイワンマルカメムシを飼育すると、成長・産卵に異常は見られないが卵の孵化率がマルカメムシに比べて低い (マルカメムシは約 80%，タイワンマルカメムシは約 50%)。したがって、マルカメムシはダイズとエンドウをエサとしてうまく利用できるが、タイワンマルカメムシはうまく利用できない、すなわち 2 種のエサ植物利用能力は異なっていると考えられる。

イシカワエラがエサ植物利用能力に影響するか？

上述のエサ植物利用能力の違いは、腸内に保持するイシカワエラの違いによって引き起こされているかもしれない。この仮説を検証するためには 2 種のカメムシの間でイシカワエラを実験的に置き換えたときに卵の孵化率がどう変化するかを調べればよい。すでに述べている通り、マルカメムシ類では孵化直後の幼虫に異種のカプセルを吸わせることでイシカワエラの種間置き換えが容易におこなえる。マルカメムシとタイワンマルカメムシのイシカワエラを相互に置き換えてそ

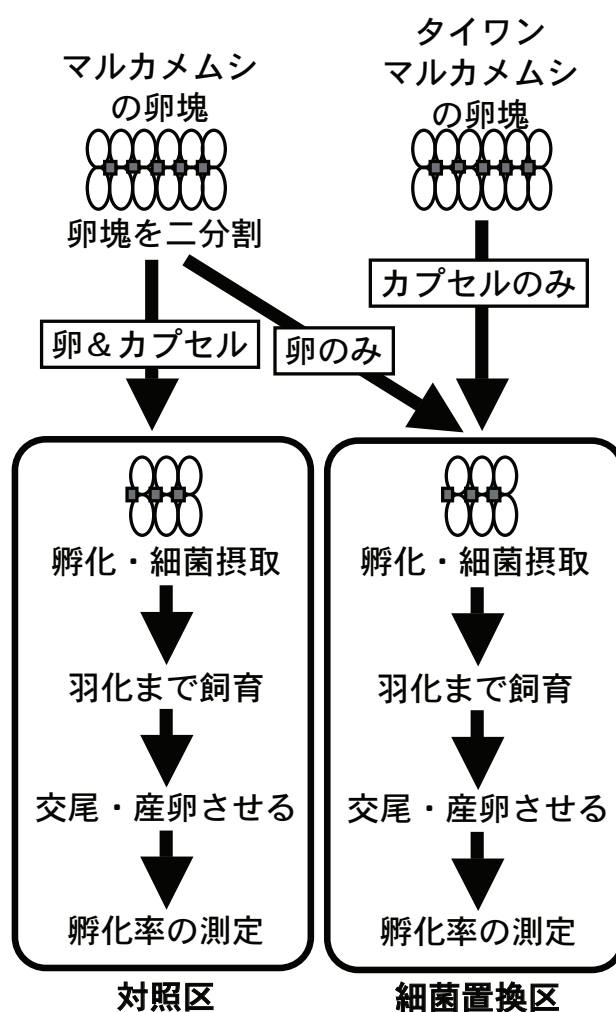


図 4. イシカワエラの置き換え実験の方法の概要。図はマルカメムシのイシカワエラをタイワンマルカメムシのものに置き換える場合を示している。

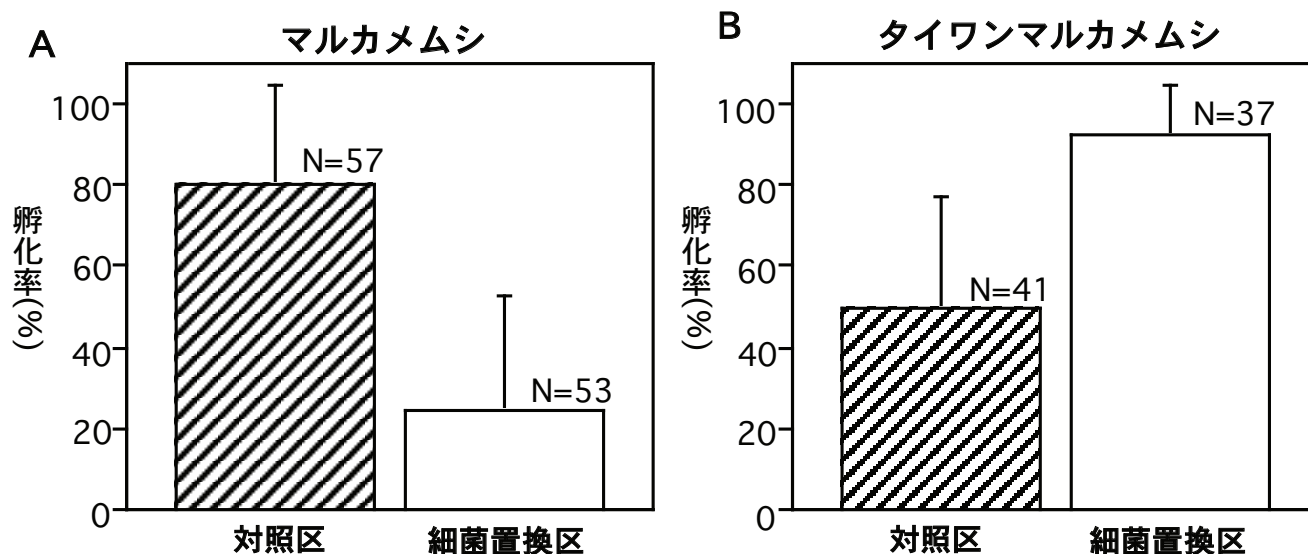


図 5. イシカワエラの種間置き換えをしたメスが産んだ卵の孵化率。 (A) マルカメムシ, (B) タイワンマルカメムシ。どちらのグラフも平均値と標準偏差を示しており、実験区間には統計的に有意な違いが見られる ($P < 0.0001$)。

それぞれの孵化率を測定したところ（方法の詳細は図 4 を参照）、マルカメムシの孵化率は約 25% に低下し、台湾マルカメムシの孵化率は約 90% に上昇した（図 5）。つまりどちらのカメムシ種においても、マルカメムシ由来のイシカワエラを保持しているとダイズとエンドウをうまく利用でき、台湾マルカメムシ由来のイシカワエラを保持しているとうまく利用できないということである。この結果は、宿主カメムシのエサ植物利用能力にイシカワエラが大きな影響を与えていることをはっきりと示している。従来は、ある昆虫がある植物をエサとして利用できるかどうかは、昆虫の遺伝子型によって規定されていると考えられてきた。したがって、共生細菌であるイシカワエラの遺伝子型も宿主のエサ植物利用能力に影響を与えているというこの現象は進化生態学における重要な発見となっている。

4. おわりに

本稿で述べた通り、マルカメムシ類の共生系はこれまでに研究されてきた共生系にはないユニークな特徴を持った、非常に魅力的な研究材料である。最近ではイシカワエラの全ゲノム解析や共生器官である中腸盲嚢部での EST 解析も進んでおり、その成果も近い将来に発表される予定である。マルカメムシ類の共生系

は、もはやアブラムシ類やツエツエバエ類のものに肩を並べる新しいモデル共生系になったといっても過言ではないだろう。しかし、宿主－共生細菌間の相互作用における栄養生理学的・生化学的側面については、他の共生系に比べると知見が不足している。もし本稿を読んで興味を持ち、取り組んでいただける方が出てこれば幸いである。

引用文献

- Buchner P. (1965) Endosymbiosis of Animals with Plant Microorganisms.
 Douglas A. E. (1998) Annu. Rev. Entomol. 43 : 17-37.
 Fukatsu T. and Hosokawa T. (2002) Appl. Environ. Microbiol. 68 : 389-396.
 Hosokawa T. et al. (2005) FEMS Microbiol. Ecol. 54 : 471-477.
 Hosokawa T. et al. (2006) PLoS Biol. 4 : e377.
 Hosokawa T. et al. (2007) Proc. R. Soc. B 274 : 1979-1984.
 菊地義智 (2004) 植物防疫 58 : 424-428.
 Sigenobu S. et al. (2000) Nature 407 : 81-86.
 友国雅章ら (1993) 日本原色カメムシ図鑑.

植物の系統地理学的アプローチから： 日本列島の温帯林構成樹種についての分子系統地理学的研究

岩崎貴也*・村上哲明

192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京牧野標本館 (*E-mail: takaiwa@ed.tmu.ac.jp)

はじめに

日本列島の温帯林（落葉広葉樹林）は年平均気温が 6℃～13℃、暖かさの指数 WI が 45～85 の範囲の気候帯に生育可能とされる森林であり、現在は北海道南部から九州までの丘陵から山地を中心に広く分布している。しかし、現在よりも気温が 7～8℃低下し、さらに乾燥化も同時に起こっていたとされる約 2 万年前の最終氷期最盛期には、その分布を現在よりも大きく南下・縮小させていた。それが氷期後に急速に分布を変化させて現在のような分布域を形成したと考えられている（Tsukada 1988）。すなわち、現在の温帯林の分布は、現在の環境要因だけでなく、氷期の気候変動に伴う分布変遷といった歴史的要因の影響も強く受けていると考えられる。そして、歴史的要因の影響は温帯林構成種に共通してみられる遺伝構造として残っていることが期待される。

種内に存在する遺伝構造に基づいて、氷期間氷期の間の分布変遷の歴史を明らかにしようとする研究は、Avise et al. (1987) によって分子系統地理学「Phylogeography」として提唱され、ヨーロッパや北アメリカを中心に世界中で盛んに行われてきた。日本列島でも、温帯林構成種であるブナ *Fagus crenata*（ブナ科）（Fujii et al. 2002）や、キブシ *Stachyurus praecox*（キブシ科）（Ohi et al. 2003）で、葉緑体 DNA を用いた分子系統地理学的研究が行われている。しかし、遺伝構造の地理的パターンは、歴史的な要因のみならず、現在の遺伝子流動や近縁種との交雑、人為的攪乱などといった要因によっても形成されうる。そのため、特定の 1 種の遺伝構造に基づいた考察では、分布変遷の歴史についての信頼性の高い考察は難しいと我々は考えた。現在、似た環境に生育し、分布域も似ているような生物群は、氷期-間氷期の気候変動に対しても似た反応を示したと考えられる。そこで我々は、温帯林に生育する複数の温帯林構成樹種にみられる遺伝構造の地理的パターンを比較することで、種間で共通するようなパターンを見出し、その共通パター

ンに基づいて最終氷期以降の温帯林の分布変遷の歴史について考察することにした。

複数樹種で共通してみられた遺伝構造

複数種で遺伝構造を比較するための研究対象樹種として、Iwasaki et al. (2006) で種内に比較的大きな遺伝的変異が存在することが報告されており、系統的にも互いに遠縁な、ツリバナ *Euonymus oxyphyllus*（ニシキギ科）、ウワミズザクラ *Padus grayana*（バラ科）、ホオノキ *Magnolia hypoleuca*（モクレン科）、アカシデ *Carpinus laxiflora*（カバノキ科）の 4 種を材料として選んだ。そして、それぞれの種について分布域を網羅するように約 250 個体ずつを採集し、そのサンプルについて葉緑体 DNA の非コード領域の塩基配列を決定することで種内の遺伝的変異を調べた。その結果、ツリバナでは 27 種類、ウワミズザクラでは 20 種類、比較的変異が少なかったホオノキ、アカシデでもそれぞれ 8 種類もの葉緑体 DNA のタイプ（ハプロタイプ）がみられた。しかも、それらのハプロタイプはランダムに分布しているのではなく、ほとんどが明瞭な地理的まとまりをもって分布していた（図 1 に例としてウワミズザクラでみられた葉緑体 DNA ハプロタイプの分布パターンを示す）。また、それらのハプロタイプは、広い範囲に分布する高頻度ハプロタイプと、特定の狭い範囲にだけ集中して分布する低頻度ハプロタイプに分けることができた。

ヨーロッパや北アメリカでの分子系統地理学的研究によって、最終氷期後に生物が新たに分布拡大したと思われる地域には、創始者効果によって選ばれた少数の高頻度ハプロタイプが広く分布するという結果が報告されており、その高頻度ハプロタイプの構成が大きく異なるような地域間は、最終氷期中のレフュジア（逃避地）やその後の分布拡大経路が異なっていると考えられている（Dumolin-Lapègue et al. 1997; Petit et al. 2002）。今回、日本列島の温帯林 4 種でみられた高頻度ハプロタイプの地理的分布パターンを比較した結

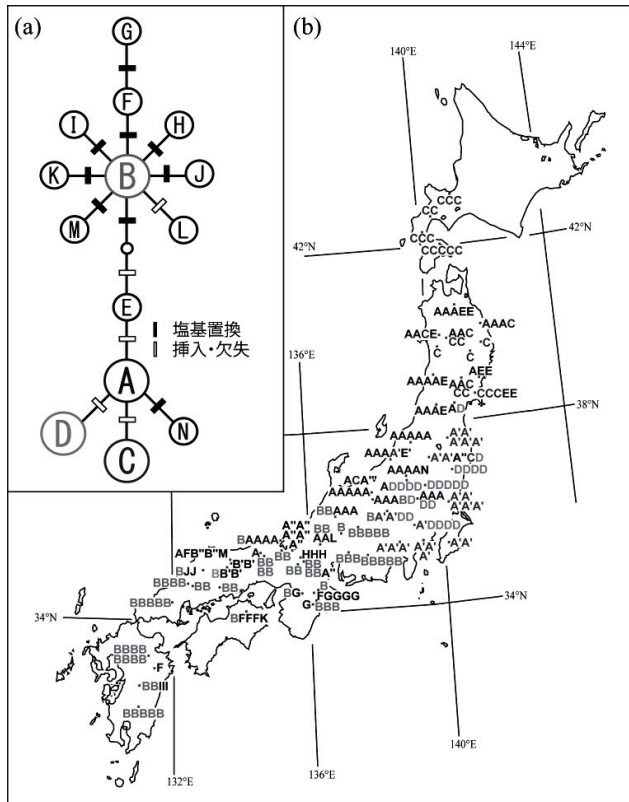


図 1. ウミズザクラにおける葉緑体 DNA ハプロタイプの分布図。アルファベット 1 文字が解析した 1 個体を示す。日本海側地域にタイプ A, 関東地域にタイプ A' と D, 西日本地域にタイプ B が広く分布している。(投稿中の論文の図を一部改変)

果, 4 種全てに共通して「日本海側地域」「関東地域」「西日本地域」という 3 つの地域間では必ず高頻度ハプロタイプの構成が大きく異なっているという結果が得られた。これについて我々は, 最終氷期に日本列島の温帯林が少なくとも 3 つのレフュジア (待避地) に分かれ, 氷期後にそこからお互いに混じり合うことなく上述の 3 地域に分布を拡大・移動させた結果であると考えた。

中部地域の遺伝的境界線について

東日本における最終氷期の温帯林は, 花粉化石による研究から日本海側と太平洋側それぞれの海岸線に分かれて分布していたと考えられている (Tsukada 1988)。したがって, 日本列島の中心に位置する中部山岳地域は, 上で述べた日本海側地域と関東地域という遺伝的まとまりがそれぞれの海岸線から分布を拡大し, その後さらに内陸方向へ分布を拡大させて氷期後に二次的に接触している地域であることが予想される。これらの集団がいつごろ二次的に接触したかは明らかになっていないが, 温帯林の主要構成種であるブナ *F. crenata* (ブナ科) の花粉化石の研究によれば, 7000 年前には既に現在と同じような範囲にブナ

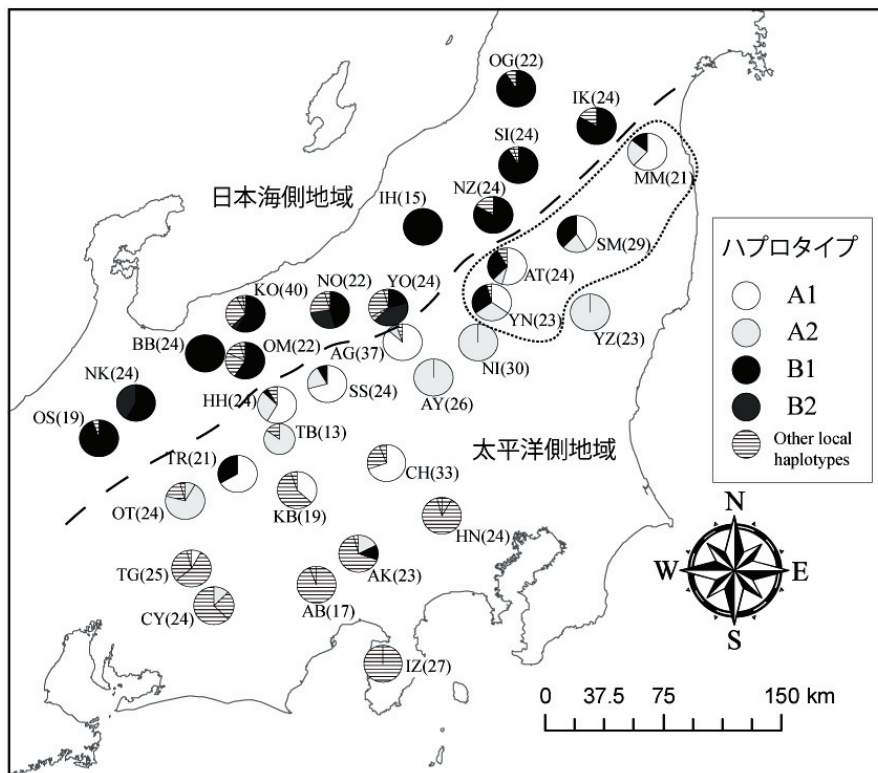


図 2. ツリバナにおける中部地方から東北南部にかけての地域での葉緑体 DNA ハプロタイプの分布図。括弧内の数字はその集団で解析した個体数を示している。日本海側地域にはタイプ B1 と B2, 太平洋側地域にはタイプ A1 と A2 が広く分布している。東北地方南部 (点線で囲んだ範囲) では複数の集団で両地域のタイプが混ざっている様子がみられる。

の分布が形成されていたと考えられている (Tsukada 1982). したがって, 少なくともこの地域で二つの集団が二次的に接触してから数千年は経過していると思われる. この接触帯に何も障壁が存在しない場合, 遺伝構造はすぐに解消に向かうことが予想されるが, 我々が複数樹種について遺伝構造を調べた結果からは, 少なからぬ種について日本列島全体で現在もある程度明瞭な遺伝構造が維持されていると思われる. そこで我々は, 最終氷期を経て形成されたと考えられる遺伝構造がどの程度強く維持されているのか調べることを目的として更に詳細な解析を行うことにした.

まず, 上述の日本海側と太平洋側の遺伝的分化がはっきり識別できるツリバナを材料とし, 中部地方から東北地方南部にかけての地域で 33 集団から合計 794 個体を採集した. そのサンプルについて, 先に調べたものと同じ葉緑体 DNA の遺伝子間領域と, 新たに開発した核 SSR マーカー 7 遺伝子座を用い, 遺伝解析を行った. その結果, 葉緑体 DNA については太平洋側に広く分布するハプロタイプ A1, A2 と, 日本海側に広く分布するハプロタイプ B1, B2 が高頻度ハプロタイプとしてみられた. 両地域の境界線付近にある一部の集団ではこれらのハプロタイプが共存していたものの, 日本全体でみると日本海側地域と太平洋側地域の間の遺伝的分化は強く維持されていた (図 2). また, Arlequin ver. 3.1 (Excoffier et al. 2005) を用いて計算した両地域間の遺伝的分化の程度を示す F_{ct} の値は, 0.294 であった.

核 SSR マーカーによる解析では, STRUCTURE ver. 2.3.1 (Hubisz et al. 2009) によるクラスター解析によって, 日本海側に偏って分布するクラスター 1 と太平洋側に偏って分布するクラスター 2 が認められた (両地域間での遺伝的分化の程度を示す F_{ct} の値は, 0.277) (図 3). したがって, 葉緑体 DNA と核 DNA

の両方で, 最終氷期以降の分布変遷によって形成されたと考えられる日本海側と太平洋側の間の遺伝的分化は, 現在でも強く維持されたままであることが分かった. 境界線付近に着目してみると, 東北地方南部ではある程度広い範囲で交雑をしているような様子がみられたが, それとは対照的に中部山岳地帯では二地域間の遺伝的分化はかなり強く維持されていた. その中でも, 新潟県湯沢町集団 (YO) と群馬県みなかみ町集団 (AK) のわずか 15km 程度しか離れていない集団間で葉緑体 DNA と核 DNA の両方について, また長野県大町市集団 (OM) と長野県松本市集団 (HH) の 40km 程度しか離れていない集団間で葉緑体 DNA について, ほぼ完全な遺伝的分化が維持されていた. 特に, 後者の OM 集団と HH 集団間では, 間に大きな山脈などはないものの, 日本海側気候と太平洋側気候を特徴づける気候要因 (冬期の降水量, 最深積雪量) が劇的に変化していた. 冬期の降水量などの環境条件の違いが両集団間での遺伝子交流を妨げている可能性も考えられる. 今後はこのような強い遺伝的境界が維持されている要因について, GIS を活用することで気候や地質, 地形などの様々な条件と比較し, さらに詳細に調べていく予定である.

まとめ

日本列島の温帯林で, 最終氷期に異なるレフュジアに隔離され, 氷期後に異なるルートで分布拡大することによって形成された種内の遺伝構造は, 中部山岳地帯に着目してみた場合, 地形や気候などの何らかの要因によって現在も強く維持されたままであることが分かった. このような境界の維持が第四紀に繰り返し起こった氷期間氷期のサイクルの中でも維持され続けてきたとすると, それぞれの種における分布変遷の歴史は, 植物の進化を考える上で非常に重要な意味を持つ

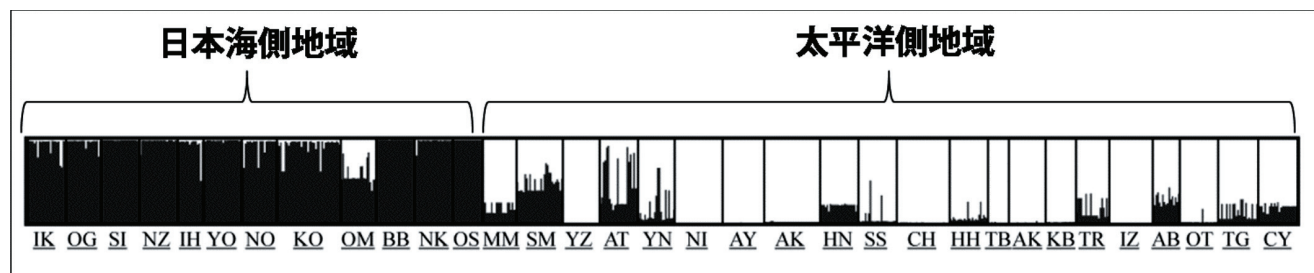


図 3. 図 2 と同じ集団についての核 SSR マーカー 7 遺伝子座の結果について, STRUCTURE ver. 2.3.1 (Hubisz et al. 2009) を用いてクラスタリングを行った結果. 黒で示したクラスター 1 は日本海側地域に, 白で示したクラスター 2 は太平洋側地域に偏って分布していた.

と思われる。今後は同じような分布変遷の歴史を辿ったと思われる複数の種群で、実際にどの程度の生態的分化が生じており、それがどの程度の適応度の差を生み出しているのか。また、その分化が遺伝的境界の維持にどの程度関係しているのかについての更なる解析・研究が必要であると考えている。

引用文献

- Avice, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamp, J. E. Neigel, C. A. Reeb and N. C. Saunders (1987) Intraspecific phylogeography : the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18 : 489-522.
- Dumolin-Lapègue, S., B. Demesure, S. Fineschi, V. L. Corre and R. J. Petit (1997) Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146 : 1475-1487.
- Excoffier, L., G. Laval and S. Schneider (2005) Arlequin ver. 3.0 : An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1 : 47-50.
- Fujii, N., N. Tomaru, K. Okuyama, T. Koike, T. Mikami and K. Ueda (2002) Chloroplast DNA phylogeography of *Fagus crenata* (Fagaceae) in Japan. *Plant Systematics and Evolution* 232 : 21-33.
- Hubisz, M., D. Falush, M. Stephens and J. Pritchard (2009) Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9 : 1322-1332.
- Iwasaki, T., K. Aoki, A. Seo and N. Murakami (2006) Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of deciduous broad-leaved forests in Japan. *Journal of Plant Research* 119 : 539-552.
- Ohi, T., M. Wakabayashi, S. Wu and J. Murata (2003) Phylogeography of *Stachyurus praecox* (Stachyuraceae) in the Japanese Archipelago based on chloroplast DNA haplotypes. *Journal of Japanese Botany* 78 : 1-14.
- Petit, R. J., U. M. Csaikl, S. Bordacs, K. Burg, E. Coart, J. Cottrell, D. Barbara, J. D. Deans, S. Dumolin-Lapègue, S. Fineschi, R. Finkeldey, A. Gillies, I. Glaz, P. G. Goicoechea, J. S. Jensen, A. O. König, A. J. Lowe, S. F. Madsen, G. Mátyás, R. C. Munro, M. Olalde, M. Pemonge, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, D. Turchini, S. G. M. Vries, B. Ziegenhagen and A. Kremer (2002) Chloroplast DNA variation in European white oaks : phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations. *Forest Ecology and Management* 156 : 5-26.
- Tsukada, M. (1982) Late-quaternary shift of *Fagus* distribution. *Journal of Plant Research* 95 : 203-217.
- Tsukada, M. (1988) Japan. In : Huntley B and Webb T III (eds) *Vegetation history*. London, Kluwer Academic Publishers, pp. 459-518.

過去の情報を用いた生物保全へのアプローチ：北米北西部の半自然草原

富松 裕

989-6711 宮城県大崎市鳴子温泉字蓬田 232-3 東北大学大学院生命科学研究科

(E-mail: htomi@bios.tohoku.ac.jp)

はじめに

歴史生態学 (historical ecology) は、過去の記録や情報を用いることで、生態学的プロセスへの理解を深めようとする生態学の一分野である (Swetnam et al. 1999; Lunt and Spooner 2005). その特徴の一つは、生態系を「さまざまな要因によって変動する非平衡な系」として捉え、その時間変化を分析したり、現在の生態系に影響を残す過去のプロセスを明らかにしたりすることにある。また、ヒトは生態系に対して強い影響を及ぼすことから、特に人為的要因を重視する。利用できる過去の記録や情報は、花粉分析のような古生態学的データから、歴史的な書物から得た民族学的情報、土地利用の履歴、永久調査区における長期的データ、継続的に観測された気象データまで多岐にわたる (図 1)。通常は、時間スケールが数十年から数百年程度のプロセスに注目する (Swetnam et al. 1999). 生物保全の分野では、主に現在のデータを用いることで、人間活動の影響を評価および予測しようとしているが、過去の記録から新しい知見が得られる場合も多い。

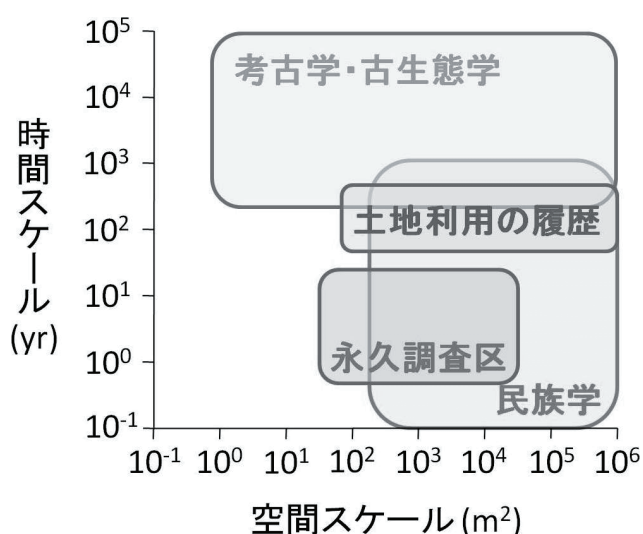


図 1. さまざまな時間・空間スケールの生態学的プロセスを明らかにする上で、用いることができる過去の記録や情報の種類。生物保全に関する研究では、過去数十年から数百年程度の時間スケールに注目することが多い。Swetnam et al. (1999) を改変して作成。

本稿では、北米北西部に分布する草原生態系を対象として、過去のデータを用いたり、過去の情報を検証したりすることで、ヒトの歴史的影響について明らかにした 2 つの研究例を紹介する。さらに、最近報告されている他の事例を通して、歴史生態学のアプローチが生物保全の研究にどのように応用できるのか、概観したい。

北米北西部の草原生態系

Garry oak ecosystem (以下, GOE) は、草原の合間にコナラ属の木本 Garry oak (*Quercus garryana*) がまばらに生える草原生態系で、北米北西部の比較的乾燥した地域に帯状に広がっている (図 2)。春の草

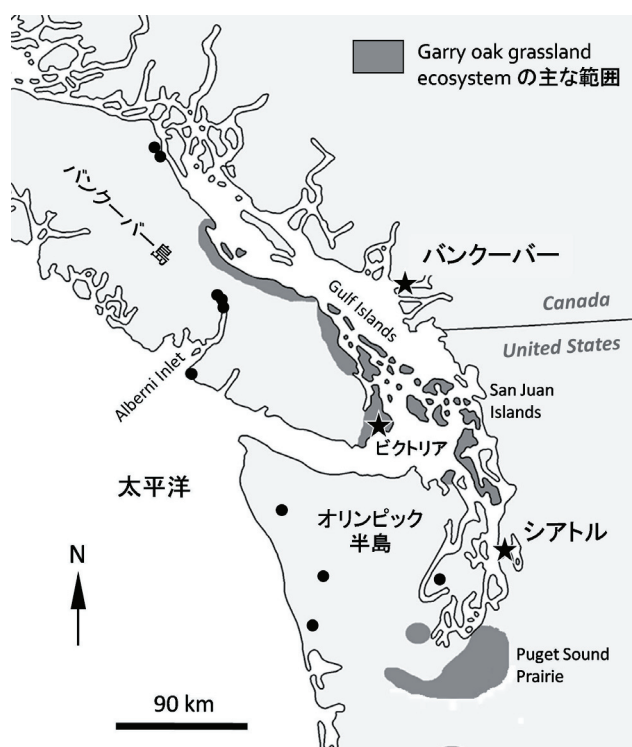


図 2. 北米北西部における Garry oak ecosystem の分布。比較的乾燥したバンクーバー島東岸から、Gulf Islands, San Juan Islands, Puget Sound 地方に帯状に見られ、さらにはオレゴン州、カリフォルニア州北部へと続く。草原系を代表する草本 *Camassia quamash* の例外的な生育地を黒丸で示した。Tomimatsu et al. (2009) を改変。

原は、ユリ科のカタクリ (*Erythronium oregonum*) やセリ科の *Lomatium utriculatum*, ゴマノハグサ科のミゾホオズキ (*Mimulus guttatus*) など、色鮮やかな花が次々と咲き乱れて、とても美しい。5 月になると、リュウゼツラン科のカマッシア (*Camassia quamash*, *C. leichtlinii*; 図 3) の花が満開となり、草原一面が青紫色へと染まる。1804 年から 1806 年にかけて北米大陸を横断したルイス・クラーク探検隊は、カマッシアの大きな群落に遭遇し、「透き通った湖の水のようだ」と記した (Thwaites 1905)。英国庭園のように美しく、樹木密度が低い草原系は、ヨーロッパからの移住が 1840 年代に本格化すると、格好の開拓対象となる。GOE が広く分布するバンクーバー島南東部では、その 95% 以上が開発によって失われ、農地や住宅地となった (Lea 2006)。現在では多くの絶滅危惧種が認められ (例えば、カナダ・ブリティッシュコロンビア州では 59 種の維管束植物を含む 116 種が絶滅危惧種に指定されている; Fuchs 2001), 1990 年代後半からは積極的な復元活動が行われている (例えば、<http://www.goert.ca/>)。



図 3. *Camassia quamash* の花 (ワシントン州 Fort Lewis で撮影)。北米西部に広く分布し、その分布域は、北はブリティッシュコロンビア州から南はカリフォルニア州、東はモンタナ州にまで及ぶ。その鱗茎は、先住民によって広く食用にされた。

復元の目標を設定する：草原の遷移と先住民による管理

北米では、ヨーロッパ人が定住する以前の生態系が「原生な状態 (pristine)」であると長い間信じられ

てきた。これは、北米を初めて訪れた探検家たちが先住民に対して強い先入観を抱いていたことや、開拓を成功させるためには「先住民が狩猟採集によって原始的な生活を営む」イメージを創り上げることによって、開拓行為 (つまり、先住民の土地に侵入して、彼らを文明化するという行為) を正当化する必要があったことが関与しているとされる (Turner and Turner 2008)。しかし、実際には、先住民が生態系に対して大きな影響力をもっていたことが、近年広く認識され始めた。

GOE は、3000 年以上も前から先住民の生活と深い関わりをもっていたことが知られており、カナダ・バンクーバー島周辺だけでも、先住民の人口は数千人にも及んだ (Harris 1994)。過去の記録には、彼らが定期的に火を入れることによって草原を管理していた様子が記されている。開拓が始まって間もない 1849 年の新聞には、"Miles of [open grassland] were burnt and smoky, and miles were still burning" (開けた草原が何マイルにもわたって焼かれ、煙が立ち上がり、今も広い範囲で燃え続けている) とある (MacDougall et al. 2004)。彼らは、食用とする植物 (特に、カマッシア) の成長を促したり、オグロジカ (*Odocoileus hemionus columbianus*) などの動物を獲ったりするために、草原系を維持していたらしい。実際に、先住民が利用してきた植物の多くは、開けた環境に強く依存しており、彼らが手放した草原の一部は、ダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*) の林へと次第に遷移していった (Gedalof et al. 2006)。一方、土壌が浅い山の上部や海岸の崖では、遷移が進行せず、自然条件でも草原系が維持されているようにも見える (図 4)。開発や遷移によって本来の草原系がほとんど失われてしまった状況で、保全の目標を適切に設定するためには、先住民による火入れが GOE の維持にどのくらい寄与していたのか、その影響の大きさを定量しなければならない。

北米には、開拓前の土地調査のデータが多くの地域に残っている (Black and Abrams 2001)。これは、有用な土地や樹種を見出すために行われたもので、サーベイラインに沿って一定間隔おきに設けられた各調査点で、調査点の近傍にある樹木の種類 (必ずしも種名ではない) や調査点からの距離、生育場所の状況などが記録されている。調査点の中には、すでに開発されて自然植生の残っていないところも多いが、一部

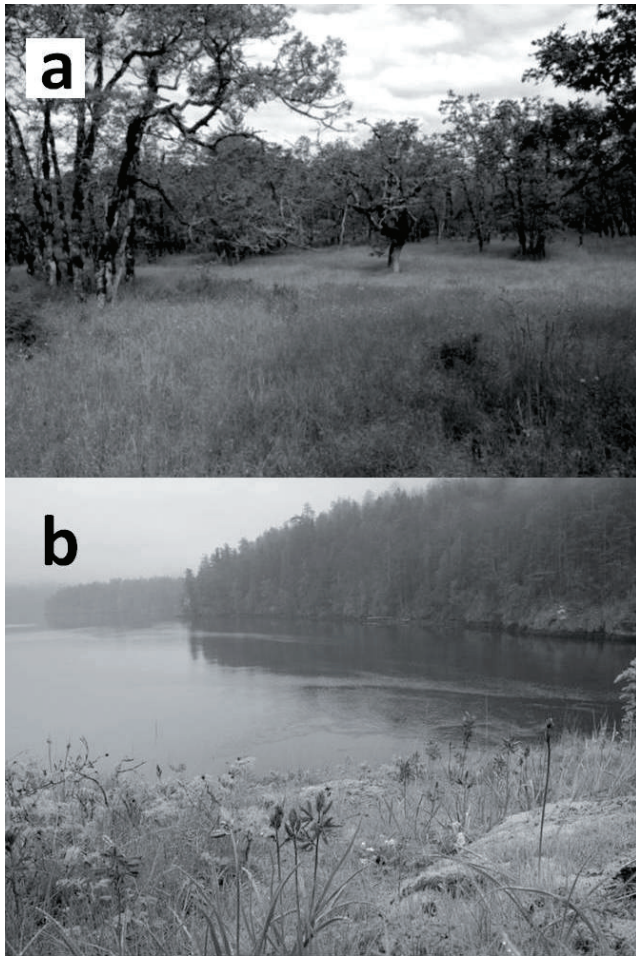


図 4. Garry oak ecosystems の例. (a) 低地では、土壌が比較的厚く、Garry oak (*Quercus garryana*) や Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) の森林が発達しやすい。このような場所では、主に先住民が火を入れることによって、人為的に草原系が維持されてきたことが認識されつつある (写真は、ブリティッシュコロンビア州 Cowichan Garry Oak Preserve で撮影)。 (b) 一方、標高の比較的高い山の上部や海岸の崖などでは土壌が薄く、自然条件で草原が維持されている可能性がある (写真は、ワシントン州 Deception Pass State Park で撮影)。

は今も土地の境界として用いられており、サーベラインを復元することで、過去の植生を知ることができる。Bjorkman (2008) は、バンクーバー島南東部で 1859 年から 1874 年にかけて行われた調査区の一部を 260 km² にわたって復元し、過去と現在のデータを比較することによって、約 150 年間の植生の変化を分析した。その結果、樹木密度が顕著に (約 2 倍に) 増加したこと、先駆型の樹種 (*Acer macrophyllum*) の相対頻度が増えたことを見出した。また、開けた草原 (サバンナ) 型の生育場所が減少して、その 90% 以上が森林へと遷移していた。これらの結果は、先住民が草原の維持に大きく寄与してきたことを示す。したがっ

て、GOE を維持するためには定期的に火を入れるか、もしくは、同等の効果を持つ管理手法 (例えば、新たに加入する稚樹を抜き取る) を導入する必要があることが分かる。

先住民は植物の移動分散に寄与したか：民族学的仮説の検証

近年 (特に産業革命以降) の人間活動によって、多くの植物が本来の生育地の外へ持ち出され、各地で帰化している (Mack et al. 2000)。このような生物学的侵入は、ヒトが移動分散を促すことで種の地域的動態に多大な影響を与えていることを示すものだ。しかし、(栽培品種を除けば) 有史以前の歴史的な人間活動が植物の移動分散にどれくらい寄与してきたのか、未だ議論の途上にある。北米の先住民は多くの植物を食用とし、部族間で盛んに交易を行っていた。そのため、先住民による交易が植物の移動分散に大きな影響を与えたことを指摘する文献は多い。例えば、MacDougall (2003) は、最終氷期以降に多くの植物がかなりの距離を移動したにも関わらず、その分散能力が低いことから ("Reid's Paradox"; Clark et al. 1998)、先住民が氷期以降の移動分散に関与した可能性を検討した。歴史的な記述に基づく情報は断片的で、このような議論は推測の域を出ていないが、積極的な移動分散は、種の遺伝構造に何らかの「痕跡」を残すことが期待される。つまり、繰り返し遠くに運ぶことによって、種が本来もつ遺伝構造を弱めたり、運ばれたルートにそった構造に変えたりするだろう。

カマッシア (*C. quamash*) は、GOE を代表する植物で、その鱗茎は北米北西部の先住民にとって最も重要だった食料の一つである。毎年春に収穫される鱗茎は、大量に部族間で取引され、地域間で移植が行われていた (Beckwith 2004)。1803 年から 2 年間、バンクーバー島西部の Nuu-chah-nulth 族のもとで奴隷として暮らしたイギリスの鍛冶屋 John Jewitt は、「(オリンピック半島に住む) Makah 族が、大量の油やラッコの毛皮などと共に、カマッシアを持って来た」と記している (Jewitt 1824: 原文省略)。また、バンクーバー島内では、カマッシアの多い南東部から北部・西部へ向けて鱗茎が取引されていたほか (Turner and Bell 1971)、アイダホ産の鱗茎は良質で、広い範囲へと運ばれていたことが分かっている (Gritzner 1994)。移植された場所に関する情報は乏しいが、バンクーバー

島やオリンピック半島の太平洋岸には、カマッシアの例外的な生育地がいくつも知られている (図 2)。例えば、バンクーバー島中部にあるインディアン保護区には、先住民が利用していた植物が集中的に生えるエスチュアリがある。民族植物学では、同エスチュアリに生えるカマッシアがバンクーバー島南東部から移植されたものとする仮説が発表された (Deur 2000)。また、このような民族学の研究を受け、GOE の復元活動では、離れた生育場所間で種子や鱗茎を移動させることが遺伝的攪乱に当たるかどうかが議論されている。

Tomimatsu et al. (2009) は、葉緑体 DNA の変異を用いてカマッシアの系統地理学的解析を行い、先住民が遺伝構造に残した痕跡の有無を検証した。同種の葉緑体 DNA は母系遺伝を示し、その遺伝構造は種子や鱗茎による移動分散のみを反映して、花粉による分散を含まない。解析の結果、カマッシアの遺伝構造は氷期以降の分散を反映した強い地理的な構造をもち、先住民による影響を考慮しなくても遺伝的変異の分布パターンをよく理解できることが分かった。また、遺伝的データは、交易や移植に関する民族植物学の情報を支持しなかった。カスケード山脈より西の太平洋沿岸域では、北 (ワシントン州西部) と南 (おそらく、オレゴン州西部) に二つのレフュージアがあり、多くは氷期以降に南のレフュージアから分散したと見られる。交易や移植に関する数多くの記述があるにも関わらず、それらの活動がカマッシアの遺伝構造に痕跡を残していない理由は、いくつか考えられる。まず、鱗茎がどのような状態で持ち運ばれていたか、はっきりしていない。生のままの鱗茎が最も安く取引されていたが (Harbinger 1964)、長距離にわたる交易では保存性の高い状態 (焼いたものや乾燥したもの) が好まれていたかもしれない。また、鱗茎が移植・管理されていた場所では、既にカマッシアが失われた可能性がある (Deur 2000)。先住民による移動分散の痕跡が見出せないことから、復元活動に向けて、種の進化的背景を考慮した適切な管理ユニット (ESU; Crandall et al. 2000) を設定する必要があるだろう。

最近の他の事例から

上記の例は、過去の記録や情報を用いることが、GOE の管理・復元において必要な情報を得る上で、とても有効であることを示すものだ。他にも、生物

保全に関するさまざまな研究において、歴史生態学的アプローチを用いた例が見られる。京都には、9 世紀からのサクラの開花記録があり、1970 年以降は、それ以前の 1200 年間の平均と比べて開花が約 7 日早まったことが見出された (Aono and Kazui 2008)。このように、過去の記録を用いて、温暖化が生物季節 (フェノロジー) に与える影響を明らかにすることは、分かりやすい例であろう。もう少し新しい 100 年程度の時間スケールでも、過去の情報から新しい知見が得られ始めている。生息地の改変後、かなり遅れて種が絶滅することが、近年、次々に報告されているが ("extinction debt"), この現象を検出するためには何らかの方法で過去の記録を用いる必要がある (Kuussaari et al. 2009)。例えば、Lindborg and Eriksson (2004) は、スウェーデンの半自然草原における植物の種多様性の分布が、現在ではなく過去 (50 - 100 年前) の景観条件と高い相関関係をもつことを示した。同様の現象が広く認められれば、今後生息地が全く改変されなかったとしても、時間をかけて多くの種が失われていくことになる。そのため、どのような条件で「時間的遅れ」が大きくなるかを明らかにすることは、重要な課題だ。気候変動に関して、生物種の将来の分布域を予測する場合、一般には、現在の分布を環境条件と関連づけるモデル ("species niche model") が用いられている。すなわち、現在見られる空間変異を利用して将来の分布を予測するのだが、空間変異と時間変異が同質であるという仮定は必ずしも正しくない。Kharouba et al. (2009) は、カナダ全土で 20 世紀初頭に記録されたチョウの分布記録から現在の分布を予測させることで、モデルの予測精度を分析した。今後も、気候変動や土地利用の改変など、ヒトによって環境が大きく変わることが予測される。このような状況のなかで、歴史生態学的アプローチの重要性が、これまで以上に高まってくることは間違いない。

さいごに

過去の古い情報には、大きなバイアスがともなう可能性がある (Swetnam et al. 1999)。例えば、民族学でよく参照される書物は、著者による主観や執筆当時の文化的背景によって内容が左右されやすい。前述した北米の土地調査でも、現在見られるが過去に記録されていない樹種があり、調査者が有用な種を選んで記

録していた可能性がある。複数の情報やデータを比較したり、現在のデータや野外実験などと組み合わせたりすることによって、なるべく客観的な解釈となるよう努めなければならない。また、不完全な限られた情報から引き出された知見を、どのように生物保全に応用していくべきか、課題も多い。しかし、このような問題を差し引いても、過去の情報からしか得られない知見を見出す意義は大きい。過去の情報は、時間を遡れば遡るほど発掘し難くなる。利用可能な情報を、分かりやすい形で適切に管理していくことも、重要な課題だ。将来的には、良いデータを蓄積していく必要がある。さまざまな種類のデータが想定されるが、生物保全では、LTER ネットワーク (Long Term Ecological Research, <http://www.lternet.edu/>) で行われているような、同一の調査区を対象とした継続的な観察データが、とりわけ重要となるだろう。

謝辞

本稿は、著者がブリティッシュコロンビア大学 (UBC) 在籍時に取り組んでいた研究をもとに、日本生態学会関東地区会公開シンポジウムで行った講演の内容に基づくものである。UBC での滞在を快く承諾していただいた Mark Vellend 氏と、研究室の皆さんに感謝したい。本稿を執筆するにあたって、横井洋太氏からのコメントが参考になったほか、鈴木智之氏からは原稿に対して有益なコメントをいただいた。執筆の機会を与えて下さった可知直毅氏、林 文男氏と合わせて、お礼を申し上げる。UBC 滞在中は、日本学術振興会海外特別研究員制度の援助を受けた。

引用文献

Aono Y, Kazui K (2008) Phenological data series of cherry tree flowering in Kyoto, Japan, and its application to reconstruction of springtime temperatures since the 9th century. *International Journal of Climatology* 28 : 905-914.

Beckwith BR (2004) "The queen root of this clime": ethnoecological investigations of blue camas (*Camassia leichtlinii* (Baker) Wats, *C. quamash* (Pursh) Greene; Liliaceae) and its landscapes on southern Vancouver Island, British Columbia. Ph.D. thesis, University of Victoria.

Bjorkman AD (2008) Changes in the landscape

and vegetation of southeastern Vancouver Island and Saltspring Island, Canada since European settlement. Master's thesis, University of British Columbia.

Black BA, Abrams MD (2001) Influences of Native Americans and surveyor biases on metes and bounds witness-tree distribution. *Ecology* 82 : 2574-2586.

Clark JS, Fastie C, Hurtt G, Jackson ST, Johnson C, King GA, Lewis M, Lynch J, Pacala S, Prentice C, Schupp EW, Webb III T, Wyckoff P (1998) Reid's paradox of rapid plant migration. *Bioscience* 48 : 13-24.

Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 15 : 290-295.

Deur D (2000) A domesticated landscape : native American plant cultivation on the Northwest Coast of North America. Ph.D. thesis, Louisiana State University.

Fuchs MA (2001) Towards a recovery strategy for Garry oak and associated ecosystems in Canada : ecological assessment and literature review. Technical Report GBEI/EC-00-030. Environment Canada, Canadian Wildlife Service, Pacific and Yukon Region.

Gedalof Z, Pellat MG, Smith DJ (2006) From prairie to forest : three centuries of environmental change at Rocky Point, Vancouver Island, British Columbia. *Northwest Science* 80 : 34-46.

Gritzner JH (1994) Native-American camas production and trade in the Pacific Northwest and Northern rocky Mountains. *Journal of Cultural Geography* 14 : 33-50.

Harbinger LJ (1964) The importance of food plants in the maintenance of Nez Perce cultural identity. Master's thesis, Washington State University.

Harris C (1994) Voices of disaster : smallpox around the Strait of Georgia in 1782. *Ethnohistory* 41 : 91-626.

Jewitt JR (1824) The adventures and sufferings of John R. Jewitt, only survivor of the Ship Boston,

- during a captivity of nearly three years among the savages of Nootka Sound. Constable & Co, London, UK.
- Kharouba HM, Algar AC, Kerr JT (2009) Historically calibrated prediction of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment. *Ecology* 90 : 2213-2222.
- Kuussaari M, Bommarco R, Heikkinen RK, Helm A, Krauss J, Lindborg R, Öckinger E, Pärtel M, Pino J, Roda F, Stefanescu C, Tedar T, Zobel M, Steffan-Dewenter I (2009) Extinction debt : a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24 : 564-571.
- Lea T (2006) Historical Garry oak ecosystems of Vancouver Island, British Columbia, pre-European contact to the present. *Davidsonia* 17 : 34-50.
- Lindborg R, Eriksson O (2004) Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85 : 1840-1845.
- Lunt ID, Spooner PG (2005) Using historical ecology to understand patterns of biodiversity in fragmented agricultural landscape. *Journal of Biogeography* 32 : 1859-1873.
- MacDougall AS (2003) Did Native Americans influence the northward migration of plants during the Holocene? *Journal of Biogeography* 130 : 633-647.
- MacDougall AS, Beckwith SR, Maslovat CY (2004) Defining conservation strategies with historical perspectives : a case study from a degraded oak grassland ecosystem. *Conservation Biology* 18 : 455-465.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 : 689-710.
- Swetnam, TW, Allen CD, Betancourt JL (1999) Applied historical ecology : using the past to manage for the future. *Ecological Applications* 9 : 1189-1206.
- Thwaites, R, ed. (1905) Original journals of the Lewis and Clark Expedition 1804-1806. Vol. 5, Dodd, Mead & Company.
- Tomimatsu H, Kephart SR, Vellend M (2009) Phylogeography of *Camassia quamash* in western North America : postglacial colonization and transport by indigenous peoples. *Molecular Ecology* 18 : 3918-3928.
- Turner NC, Bell MAM (1971) The ethnobotany of the Coast Salish Indians of Vancouver Island. *Economic Botany* 25 : 63-99.
- Turner NJ, Turner KL (2008) "Where our women used to get the food" : cumulative effects and loss of ethnobotanical knowledge and practice : case study from coastal British Columbia. *Botany* 86 : 103-115.

特集 2. 誌上シンポジウム

「伊豆諸島および伊豆半島の動物の分子系統地理学と生活史変異」

前年 (2008 年) の公開シンポジウムは、小笠原諸島の動植物に関する分子系統地理学的研究をとりあげ、「遺伝資源の宝庫としての小笠原諸島」と題して開催された。日本生態学会関東地区会報第 57 号にその記事が収録されている。小笠原諸島は日本のかなり沖合の海洋島であるため、動植物の移入は極めて稀である。小笠原諸島にはそこだけに固有の動植物が多い。過去に侵入した動植物のあるものでは、諸島内の島々で遺伝的分化を引き起こし、さらにそれらが島嶼間を移動することによってより複雑な集団遺伝構造をもつ場合も知られている。小笠原諸島よりさらに日本の本土側には、伊豆諸島がある。そこでは小笠原諸島とは異なる動植物群集が形成されている。日本本土と共通する動植物も多い。また、最近、伊豆半島も伊豆諸島と類似の地誌をもつことがわかってきた。

今回、小笠原諸島の動植物群集の生い立ちとの比較も念頭において、誌上シンポジウムとして「伊豆諸島および伊豆半島の動物の分子系統地理学と生活史変異」を特集することにした。以下に示すように、6 編の原稿が集まった時点で、2 名の方にコメント原稿の執筆をお願いした。特集を組むにあたって、長谷川雅美氏には多大の協力を得た。また、短期間であったにもかかわらず西海 功氏と荒谷邦雄氏には適切なコメント原稿を送付してもらった。これらの方々に深謝したい。

○特集「伊豆諸島および伊豆半島の動物の分子系統地理学と生活史変異」

はじめに島ありき－伊豆・小笠原弧の生物地理と生物群集形成史－：長谷川雅美

伊豆諸島におけるシマヘビの系統地理と形態変化：

栗山武夫・Matthew C. Brandley・片山 亮・森 哲・本多正尚・長谷川雅美

伊豆諸島におけるアカネズミの分布と集団遺伝構造：武智玲奈・林 文男

伊豆諸島および伊豆半島におけるシモダマイマイの生態的・遺伝的変異：林 守人・千葉 聡

オカダトカゲの分布とその起源－伊豆半島に乗ってきたトカゲ－：岡本 卓・疋田 努

伊豆半島周辺におけるカワトンボ属 2 種の交雑由来集団：林 文男・荻部治紀

コメント：鳥類系統地理から見た伊豆諸島のおもしろさと島の生物進化学のこれから：西海 功

コメントにかえて：伊豆諸島のクワガタムシ相の特徴とその起源、他の分類群との比較：荒谷邦雄

(文責：林 文男・可知直毅)

はじめに島ありき—伊豆・小笠原弧の生物地理と生物群集形成史—

長谷川雅美

274-8510 千葉県船橋市三山 2-2-1 東邦大学理学部生物学科地理生態学研究室

(E-mail: mhase@bio.sci.toho-u.ac.jp)

島が集まり大陸になった

大陸移動説を唱えたウェゲナー (1929) は、海洋島とは移動しつつある大陸の航跡上に取り残された大陸地塊の一部にすぎない、と信じていた。その証拠として想定されていた島々 (セイシェル諸島、南太平洋のフィジー諸島、大西洋のフォークランド、サウスジョージア諸島など) のうち、ウェゲナーの考えが正しいと後に証明されたのは、セイシェル諸島だけである。セイシェル諸島の基盤岩は、海洋地殻の玄武岩ではなく花崗岩であり、その地理的位置が Gondwana 大陸から分離し北へ移動したインドの移動軌跡上に乗っていることが有力な証拠となった。しかし、他の島々は分離しつつあるプレートの境界、融合しつつあるプレートの境界、横ずれしてすりあうプレートの境界、プレート内部のホットスポット上、等で形成され、海洋島は大陸とは異なる地質的起源を持つことが明らかにされていった (Nunn 1994)。

ウェゲナーに始まるプレートテクトニクスは、大陸周辺部に位置し地質的に不安定で活動的な島弧、島弧と大陸の縁海、海洋島、海溝など、プレート境界地域の地質に注目することで、安定した大陸地殻の地質学に基づく静的で地域的な地史観を根本から変え、陸地は地球の表面を移動し、集合離散を繰り返してきたというダイナミックな地球観をもたらした。そして、海洋島は大陸とは異なる地質学的起源を持つという理解を経て、大古代 (先カンブリア紀) における大陸地殻の形成・成長そのものが、海洋底の堆積物や海洋島がプレート運動によって寄せ集められることによって行なわれたのだ、というさらに新しい地球観へと発展した (平 1990)。ウェゲナーは、はじめに大陸ありきのプレートテクトニクスの始祖となったが、後の地球科学の展開によって、我々の住む大地の始まりは小さな島だったことが証明されつつある。本稿は、群集生態の理解にとって、伊豆諸島と伊豆半島を含む日本列島の中中部地域が、大変重要な地域であることを、系統地理学の視点から整理して述べ、本特集の口火としたい。

島での適応放散と生物群集の融合

地球上の生物の進化史は、陸地の分断にともなう系統の地理的分岐、分散による異なる系統の混合など、過去の大陸配置などを反映しつつ、さまざまなパターンをとってきた。例えば、現生有胎盤哺乳類の主だった 4 つの系統 (真アルゴントグレス類: 霊長類、げっ歯類、ローラシア獣類: 偶蹄類、奇蹄類、食肉類、食虫類、翼手類、南米獣類: 貧歯類、アフリカ獣類: ゾウ、テンレック類) の起源は、白亜紀後期に存在していた 4 つの島大陸 (北アメリカ、ローラシア、南米、アフリカ) と対応しており、現在見られる各地域の哺乳類相は、孤立した各大陸内で独自の適応放散を遂げた後、大陸相互の融合による種の移動分散、群集の混合によって形成されたものである (長谷川 2004)。

両生類、爬虫類など非飛翔性陸生脊椎動物には、大陸の分断に伴う系統の分化や多様化だけでなく、海を越えて移動分散した先で多様化を遂げたグループもいる。マダガスカル島は、ジュラ紀から白亜紀前期 (2 億～1 億年前) にかけて Gondwana 大陸の分裂によって生じた島大陸である。この島には、250 種以上の両生類、300 種以上の爬虫類が生息しているが、近接するアフリカ大陸に広く生息するヒキガエル類、ツメガエル類、クサリヘビ類、コブラ類、オオトカゲ類など主要な科を欠いている。このことから、マダガスカル島で多様化した両生爬虫類の多くは、Gondwana 大陸の分断とともに取り残された種から派生したというよりも、分離後ある程度経過してから海を越えて移入に成功した少数のグループが多様化したのだと考えられている。マダガスカル島で最も多様化しているカメレオン類は、マダガスカル島内でまず適応放散した後、海を渡ってアフリカ大陸、さらにインドにまで進出したとされている (Raxworthy et al. 2002)。

大陸の移動は、起源の異なる生物群を癒合させ、大陸の生物相を多様化させることがある。東南アジアのアシナシイモリ類やアオガエル科、アカガエル科のカエル類はもともと Gondwana 起源の系統であったが、Gondwana から分離し北に移動するインド亜大陸の中

で分化し、約 5 千万年前にインドがユーラシアに衝突した後、インドから東南アジアに分布を広げた（出インド仮説）とされている（Bossuyt and Milinkovitch 2001；Wilkinson et al. 2002）。このように、生物群集の形成史については、地理的な分離による新たな系統の誕生、適応放散による展開、大陸や島の融合、分布域の拡大による異なる系統群の混合、発祥とは異なる地域での遺存的分布など、分子系統地理学的解析を駆使したダイナミックな視点での研究が展開され始めている（市野 2009）。

島は行き止まりではない

分子系統地理学的解析の進展は、島嶼環境に生息する生物が大陸集団からの移入に由来しそこで行き止まりになった種ばかりではない、という新しい視点をもたらした（Bellemain and Ricklefs 2008）。島嶼で多様化した系統の中から大陸に再上陸したことを示す系統樹がさまざまな分類群で確認され始めたのである。大陸に起源し、大陸にそって発達した島弧で固有種を生み出すプロセスは、日本列島や台湾に生息する多くの固有種の存在を説明する。一方、日本列島で多様化（進化）した系統の一部が再び大陸に進出し、そこで分布域を広げ、多様化した証拠も得られつつある。生物の分布拡大や進化は、決して大陸から島への一方通行で生じるのではなく、島から大陸へのルートも重要だ、というのが Bellemain and Ricklefs (2008) の主張である。

島から大陸への再進出は、海を越えた分散、海水面の上下動による陸橋の形成・消失、そして島そのものの大陸への衝突・付加によって行なわれる。それぞれのプロセスは大陸の生物群集の形成・成長過程に対し、どれほどの寄与・貢献をしてきたのであろうか。大陸地殻が、海洋堆積物や島弧がプレート運動を通じて合体付加されることで成長していったのであれば（平 1990）、さまざまな大きさの島や大陸の生物群集がプレート運動を通じて合体し、大陸の生物群集を多様化させてきたと、考えてもよい。複数の生物群集の合体・融合がどのようなプロセスで行なわれ、どのような群集を形成させたのだろうか。

伊豆・小笠原弧と本州弧の衝突による生物群集付加プロセス

伊豆諸島と伊豆半島を含む本州は、プレート運動を

通じた生物群集の合体とその後の群集動態を追及できる数少ない適地である。現在の伊豆半島は、50–70 万年前に伊豆・小笠原弧を載せたフィリピン海プレートの北上によって古伊豆諸島の一部が本州に衝突して形成されたものである（平 1990；Niitsuma 1991；Kitazato 1997）。さらに伊豆半島の北にある丹沢山塊も約 500 万年前に衝突・付加し、富士山の北側にある御坂山地、巨摩山地も、それぞれ 800–600 万年前、1200 万年前にそれぞれ衝突・付加したと推定されている。

この伊豆衝突帯を含む本州中部は、植物区系上、古くからフォッサ・マグナ地区として注目されている。北は八ヶ岳から西の赤石山脈（南アルプス）、東は関東山地から房総半島、南は伊豆諸島の青ヶ島に至る地域に生育する植物群を、フォッサ・マグナ要素、あるいは富士箱根要素と称し（高橋 1971）、代表的な種に、海岸に生育するイソギクや落葉樹林帯のガクアジサイ、オオバヤシャブシなどがある。これらフォッサ・マグナ要素の植物群は、この地域に進出した祖先種が火山活動による環境変化によって選別、隔離され、海洋性気候への適応によって生じたと考えられている。イソギク、ガクアジサイ、オオバヤシャブシの 3 種はいずれも、伊豆諸島で固有化したのち、本州に再上陸し、分布を広げた種であるともみなされている（大場 1975, 1983, 1990）。しかし、伊豆諸島で分化した植物が、伊豆半島とともに本州に再上陸し、フォッサ・マグナ地区に特異な植物群集を形成させた可能性に注目した研究はまだほとんどなく、本格的な分子系統地理学的解析による種分化や適応進化の歴史解明はこれからの大きな課題である。

植物とは対照的に、フォッサ・マグナに注目した動物区系はほとんど認識されず、この地域の生物地理は主に伊豆諸島と本州との対比で検討されてきた。そもそも、伊豆諸島産の動物はほとんどが本州由来の起源の新しいものだと考えられており、その由来方法は、島伝いに分散したとする考えと、伊豆諸島全体が本州とつながって半島状になり、陸橋伝いに本州から伊豆諸島へ侵入したとの考えが主流であった。しかし、伊豆諸島にのみ固有分布すると考えられてきたオカダトカゲが伊豆半島にも生息することが明らかにされるとともに（Okamoto et al. 2006）、フォッサ・マグナ地域の生物相を系統地理学的に解析する機運が盛り上がっている（本特集がその表れの 1 つである）。正田

(2005) は、オカダトカゲの伊豆半島集団は、約 250 万年前にいったん伊豆諸島域で固有化したものが、古伊豆半島の本州衝突によって形成されたと説明し、伊豆半島起源の生物が存在するという新しい考え方が他の生物群にも当てはまるかどうか試してみるべきであろう、と伊豆半島や伊豆諸島の生物相の起源について言及している。

オカダトカゲのような分布を示す種類が他にも存在するのだろうか、現在のところまだよくわかっていない。しかし、フォッサ・マグナ地区に生息する生物には、オカダトカゲのように、まず伊豆諸島に移入定着し、独自の進化をとげた後で、プレート運動によって本州に付加された種類が数多く含まれているのではないだろうか。一方、伊豆半島には伊豆諸島には全くいない両生類が生息している (植田・長谷川 2001)。これらの両生類は、伊豆半島が本州に衝突・付加した 50 万年以降に本州から進出してきたことは間違いない。伊豆半島の生物群集は、いったん島で固有化した種と本州から進出してきた種が混じりあって形成されたと考えることができる。

伊豆諸島を経由して伊豆半島の生物群集の構成種となった生物には、祖先集団が伊豆諸島へ移入した時期の古さによって、深く分岐・固有化した種から、ごく最近に移入し、遺伝的分化がまだ浅い種までさまざまな段階の種が含まれているだろう。そのような場合、伊豆半島の北部で祖先集団と再会した種は、その後完全な別種として振る舞い、分布域を重ね合わせるようになるか、分布域を接しつつ異所的分布を維持するか、遺伝的に完全に交じり合ってしまうか、いずれかのパターンをとることになる。オカダトカゲの場合は、ニホントカゲとの遺伝的分化が深く、両者は遺伝的に融合することなく接触異所性を保っている (Okamoto et al. 2006)。こうした状況は、島嶼の生物群集が大陸の生物群集に付加される過程で、どのような生物間相互作用の再編成や適応進化が起きたのか、起きなかったのか、を明らかにする大変貴重な機会を提供してくれる。こうした理由により、伊豆衝突帯は、生物群集の形成プロセスの進化生物学的解明にとって大変重要な地域なのである。

これまでどんな研究を行い、今後どんな研究を行うか

私自身を含め、本特集に参加した研究者は、さまざま

な生物地理学的関心から、伊豆衝突帯の生物群集の研究に取り組んでいる。本稿を閉じるにあたり、我々の研究グループの関心と課題を明示しておきたい。私自身の研究は、オカダトカゲの生活史形質に見られる地理的変異の解明から出発し (Hasegawa 1984, 1985, 1990c, 1994ab, 1997, 2003ab)、その後、オカダトカゲの捕食者であるシマヘビの食性や生活史の地理的変異に取り組んできた (Hasegawa and Moriguchi 1989; Hasegawa and Mori 2008; Mori and Hasegawa 2002)。現在は、島嶼生態系の総合的な理解を目指し、捕食者 - 被食者 (Hasegawa 1990b; Hasegawa and Nishikata 1991; Hasegawa and Taniguchi 1993, 1994, 1996; 長谷川ら 1996; Mori and Hasegawa 1999; Tanaka et al. 2001) に留まらず、寄主と寄生者 (Hayashi and Hasegawa 1983, 1984ab; Hayashi et al. 1984)、植物とその種子散布者 (Abe et al. 2006)、花粉媒介者 (Inoue et al. 1997; Kunitake et al. 2005)、植食者 (長谷川 1993) との関係、外来種や火山活動による島嶼生態系の変容過程の長期間モニタリング (Hasegawa 1990ac; 長谷川 2001; Abe and Hasegawa 2008) など、島嶼生態系における生物間相互作用に関する研究を多くの先輩、同僚、学部学生、大学院生とともに進めている。

今後は、これまでに解明してきた生物間相互作用の成立機序と年代を系統地理学的解析によって推定するとともに、群集構成種の違いに応じた適応形質の進化に及ぼす、自然選択、遺伝的浮動・流動の相対的重要性を評価していきたい。特に、ゼロから出発し、海を越えた種の移入によって陸上生態系が構築される海洋島 (伊豆諸島) と、海水面の上昇によって切り離され、群集が過飽和な状態からスタートし、その後の隔離の過程で島サイズにあった群集に調整される本州、四国、九州の沿岸の陸橋島を対比させることで、群集の進化に及ぼす移入履歴の違いを評価する研究 (長谷川 2001) を展開させたい。日本列島や伊豆衝突帯のユニークな地理的条件を生かした実証研究は、世界的にも十分アピールする研究であり、メタ群集の理論研究 (例えば、生態系 (島) サイズと食物連鎖長の関係 (瀧本 2008a)、群集集合の構造に与える移入履歴の空間的時間的異質性の影響評価 (深見 2008; 瀧本 2008b) と照らし合わせることによって、群集生態学の一般法則の発見につながる可能性を持っている。

引用文献

- Abe, H., R. Matsuki, S. Ueno, M. Nashimoto and M. Hasegawa (2006) Dispersal of *Camellia japonica* seeds by *Apodemus speciosus* revealed by maternity analyses of plants and behavioral observations of animal vectors. *Ecological Research* 21 : 732-740.
- Abe, H. and M. Hasegawa (2008) Impact of volcanic activity on a plant-pollinator module in an island ecosystem : the example of the association of *Camellia japonica* and *Zosterops japonica*. *Ecological Research* 23 : 141-150.
- Bellemain, E. and R. E. Ricklefs (2008) Are islands the end of the colonization road? *Trends in Ecology and Evolution* 23 : 461-468.
- Bossuyt, F. and C. Milnkovitch (2001) Amphibians as indicators of early Tertiary "Out-of-India" dispersal of vertebrates. *Science* 292 : 93-95.
- 深見 理 (2008) 群集集合の偶然性と空間スケール. In 群集生態学 5 メタ群集と空間スケール, pp. 50-72. 大串隆之・近藤倫生・野田隆史 (編) 京都大学出版会.
- 長谷川政美 (2004) 分子系統でたどる生物の歴史. In マクロ進化と全生物の系統分類, シリーズ進化学 1. 石川統・斉藤成也・佐藤矩行・長谷川真理子 (編). Hasegawa, M. (1984) Biennial reproduction in the lizard *Eumeces okadae* on Miyake-jima, Japan. *Herpetologica* 40 : 194-199.
- Hasegawa, M. (1985) Effect of brooding on egg mortality in the lizard *Eumeces okadae* on Miyake-jima, Izu Islands, Japan. *Copeia* 1985 : 497-500.
- Hasegawa, M. and H. Moriguchi (1989) Geographic variation in food habits, body size and life history traits of the snakes on the Izu Islands. In M. Matui, T. Hikida and R.C. Goris (eds.) *Current Herpetology in East Asia*. pp. 414-432.
- Hasegawa, M. (1990a) Ecological notes on the introduced population of the snake *Amphiesma vibakari* on Miyake-jima, Izu Islands. *Natural History Research* 1 : 81-84.
- Hasegawa, M. (1990b) The thrush *Turdus celanops*, as an avian predator of juvenile *Eumeces okadae* on Miyake-jima, Izu Islands. *Japanese Journal of Herpetology* 33 : 65-69.
- Hasegawa, M. (1990c) Demography of an island population of the lizard, *Eumeces okadae*, on Miyake-jima, Izu Islands. *Researches on Population Ecology* 32 : 119-133.
- Hasegawa, M. and S. Nishikata (1991) Predation by an introduced weasel *Mustela itatsi* upon *Eumeces okadae* on Miyake-jima, Izu Islands. *Natural History Research* 1 : 53-57.
- Hasegawa, M. and Y. Taniguchi (1993) Visual prey discrimination of queen and worker ants by a generalist lizard. *Journal of Ethology* 11 : 55-62.
- 長谷川雅美 (1993) 植物のフェノロジーと植食性昆虫の群集構造. *フェノロジー研究* 20 : 6-12.
- Hasegawa, M. (1994a) Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces okadae* in the Izu Islands, Japan. *Copeia* 1994 : 732-747.
- Hasegawa, M. (1994b) Demography, social structure and sexual dimorphism of the lizard *Eumeces okadae*. In P. J. Jarman and A. Rossiter (eds.) *Animal Societies, Individuals, Interactions and Organization*, pp. 248-263. Kyoto University Press.
- Hasegawa, M. and Y. Taniguchi (1994) Visual avoidance of a conspicuously colored carabid beetle *Dischissus mirandus* by the lizard *Eumeces okadae*. *Journal of Ethology* 12 : 9-14.
- 長谷川雅美 (1995) 島嶼環境における爬虫類の生態 - 伊豆諸島のオカダトカゲとシマヘビを例に -, 特集: 島にみる生物進化, 遺伝 49 (6) : 41-46.
- 長谷川雅美・浅田正彦・谷口薫美・黒野博之 (1996) 北伊豆諸島におけるサシバの行動圏の分布. *日本鳥類学会誌* 45 : 83-89.
- Hasegawa, M. and Y. Taniguchi (1996) Behavioral discrimination of prey with various defense mechanisms by the lizard *Eumeces okadae*. *Journal of Ethology* 14 : 89-97.
- Hasegawa, M. (1997) Density effects on life history traits of an island lizard population. *Ecological Research* 12 : 111-118.
- Hasegawa, M. (1999) Impacts of introduced weasel on the insular food web. In H. Ohta (ed.) *Diversity of Reptiles, Amphibians and Other Terrestrial Animals on Tropical Islands : Origin,*

- Current Status and Conservation, pp.129-154. Elsevier.
- 長谷川雅美(2001)食物連鎖の構造と移入種の影響－島嶼生態系－. pp. 73-92. 佐藤宏明・山本智子・安田広法(編)群集生態学の今, 京都大学出版会.
- Hasegawa, M. (2003a) Intraspecific variation in sexual dimorphism and mating system in relation to interisland differences in predation pressure, pp. 172-189. In Fox, S. F., J. K. McCoy and T. A. Baird (eds.), Lizard Social Behavior, Johns Hopkins University Press.
- Hasegawa, M. (2003b) Ecological diversification of insular terrestrial reptiles : a review of the studies on the lizard and snakes of the Izu Islands. Global Environmental Research 7 : 59-67.
- Hasegawa, M. and A. Mori (2008) Does a gigantic insular snake grow faster or live longer to be gigantic? Evidence from a long-term field study. South American Journal of Herpetology 3 : 145-154.
- Hayashi, F. and M. Hasegawa (1983) Immature stages and reproductive characteristics of the lizard tick, *Ixodes asanumai* (Acarina : Ixodidae). Applied Entomology and Zoology 18 : 315-323.
- Hayashi, F. and M. Hasegawa (1984a) Selective parasitism of the tick, *Ixodes asanumai* (Acarina : Ixodidae) and its influence on the host lizard *Eumeces okadae* in Miyake-jima, Izu Islands. Applied Entomology and Zoology 19 : 181-191.
- Hayashi, F. and M. Hasegawa (1984b) Infestation level, attachment site and distribution pattern of the lizard tick, *Ixodes asanumai* (Acarina : Ixodidae) in Aoga-shima, Izu Islands. Applied Entomology and Zoology 19 : 299-305.
- Hayashi, F., M. Hasegawa and K. Miyashita (1984) Timing of dropping from the host lizard in the tick, *Ixodes asanumai* (Acarina : Ixodidae). Applied Entomology and Zoology 19 : 418-421.
- 疋田 努(2005)伊豆半島に乗ってきたトカゲ. In 京都大学総合博物館(編)日本の動物はいつどこからきたのか. 動物地理学の挑戦岩波科学ライブラリー 109.
- 市野隆雄(2009)生物群集の進化. 系統学的アプローチ. pp. 185-221. In 群集生態学2進化生物学からせまる. 大串隆之・近藤倫生・吉田丈人(編)京都大学出版会.
- Inoue, K., M. Hasegawa and S. Kobayashi (1997) A new species of *Clerodendrum* (Verbenaceae) from the Izu Islands. Journal of Japanese Botany 72 : 117-124.
- Kitazato, H. (1997) Paleogeographic changes in central Honshu, Japan, during the late Cenozoic in relation to the collision of the Izu-Ogasawara Arc with the Honshu Arc. Island Arc 6 : 144-157.
- Kunitake, Y., M. Hasegawa, T. Miyashita and H. Higuchi (2004) Role of a seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. Plant Species Biology 19 : 197-201.
- Kuriyama, T., K. Miyaji, M. Sugimoto and M. Hasegawa (2006) How do lizards produce their conspicuous color? Ultrastructure of the dermal chromatophores in a lizard with conspicuous body and tail coloration (Scincidae : *Plestiodon latiscutatus*). Zoological Science (23) : 793-799.
- Okamoto, T., J. Motokawa, M. Toda and T. Hikida (2006) Parapatric distribution of the lizards *Plestiodon* (formerly *Eumeces*) *latiscutatus* and *P. japonicus* (Reptilia : Scincidae) around the Izu Peninsula, central Japan, and its biogeographic implications. Zoological Science 23 : 419-425.
- 大場達之(1975)ハチジョウイタドリ－シマタヌキラン群集－伊豆諸島のフロラの成立にふれて－. 神奈川県立博物館研究報告(自然科学) 8 : 91-106.
- 大場達之(1983)伊豆諸島に固有の植物群. 採集と飼育 45 : 381-385.
- 大場達之(1990)伊豆諸島のフロラと植生. 日本の生物 4 (1) : 18-25.
- Mori, A. and M. Hasegawa (1999) Geographic differences in behavioral responses of hatchling lizards (*Eumeces okadae*) to snake-predator chemicals. Japanese Journal of Herpetology 18 : 45-56.
- Mori, A. and M. Hasegawa (2002) Early growth of *Elaphe quadrivirgata* from an insular gigantic population. Current Herpetology 21 : 43-50.
- Niitsuma, N. (1991) Collision tectonics in the South

- Fossa Magna ; central Japan (II). *Modern Geology* 15 : 314-411.
- Nunn, P. D. (1994) *Oceanic Islands*. Blackwell, UK.
- Raxworthy, C. J., M. R. J. Forstner and R. A. Nussbaum (2002) Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* 415 : 784-787.
- 平 朝彦 (1990) 日本列島の誕生. 岩波新書 148, pp. 226. 岩波書店, 東京.
- 高橋秀男 (1971) フォッサマグナ要素の植物. 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学) 2 : 1-63.
- 瀧本 岳 (2008a) 食物連鎖はなぜ短いかー生態系サイズの効果ー. pp. 27-50. In 群集生態学 5 メタ群集と空間スケール. 大串隆之・近藤倫生・野田隆史 (編) 京都大学出版会.
- 瀧本 岳 (2008b) メタ群集の理論と適用 (コラム). pp. 73-86. In 群集生態学 5 メタ群集と空間スケール. 大串隆之・近藤倫生・野田隆史 (編) 京都大学出版会.
- Tanaka, K., A. Mori and M. Hasegawa (2001) Apparent decoupling of prey recognition ability with prey availability in an insular snake population. *Journal of Ethology* 19 : 27-32.
- 植田健仁・長谷川雅美 (2000) 伊豆半島平野部の両生類相. 千葉中央博自然誌研究報告 特別号 3 : 33-41.
- Wegener, A. (1929) *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*, 4th edition (revised), translated by J. Biram (1967). *The Origin of Continents and Oceans*. Methuen, London.
- Wilkinson, M., J. A. Sheps, O. V. Oommen and B. L. Cohen (2002) Phylogenetic relationships of Indian caecilians (Amphibia ; Gymnophiona) inferred from mitochondrial rRNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23 : 401-407.

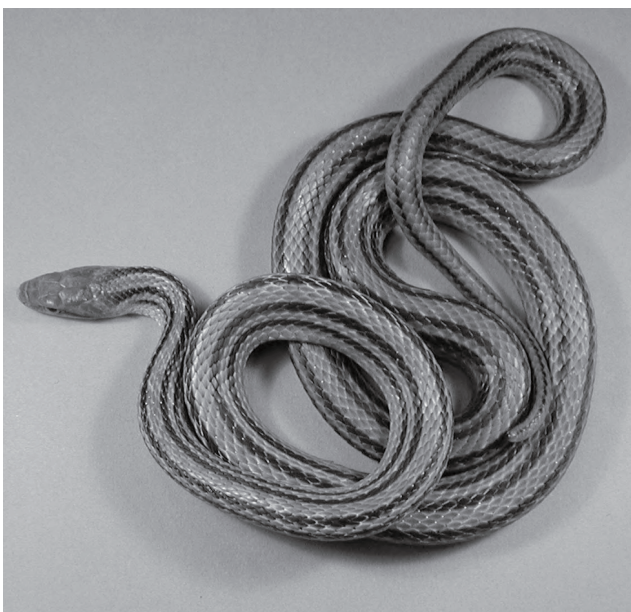
伊豆諸島におけるシマヘビの系統地理と形態変化

栗山武夫^{1*}・Matthew C. Brandley²・片山 亮³・森 哲³・本多正尚⁴・長谷川雅美¹¹274-8510 千葉県船橋市三山 2-2-1 東邦大学理学部生物学科 (*E-mail: kuriyama.takeo@c.sci.toho-u.ac.jp)²Department of Ecology and Evolutionary Biology, Yale University, New Haven, CT 06520, USA³606-8502 京都府左京区北白川追分町 京都大学大学院理学研究科生物学専攻⁴305-8577 茨城県つくば市天王台 1-1-1 筑波大学大学院生命環境科学研究科

はじめに

伊豆諸島のシマヘビ (*Elaphe quadrivirgata*) は「いつ」・「どこから」来たのか? 本稿ではこの問いに答えるために伊豆諸島とその周辺本土のシマヘビの分子系統関係 (= どこから) と年代推定 (= いつ) を行った結果を紹介する。

シマヘビは北海道, 本州, 四国, 九州とその周辺の島嶼部に広く分布する日本でもっとも普通に見ることができるヘビである (図 1)。食性は多様で, カエル類をはじめ, 鳥類, トカゲ類, ヘビ類, 哺乳類などを食べる。伊豆諸島における生態学的な研究は比較的多く, 体サイズの大型化や小型化 (Hasegawa and Moriguchi 1989; Mori and Hasegawa 2002; Hasegawa 2003; Hasegawa and Mori 2008), 島間の色彩パタンの地理的変異 (長谷川, 未発表) など本土との差異が明らかにされている。特に神津島の東に約 2 km 離れた位置にある祇苗島 (ただなえじま) は巨大なシマヘビの生息地であることが知られており, その原因として鳥類の卵や雛を食べて体長が著しく大きくなることが明らかとなっている。

図 1. シマヘビ (*Elaphe quadrivirgata*) の全体写真。

島の生物地理学において分散能力の高い植物や鳥類を用いると, 本土との遺伝的な交流が頻繁に起こると予想される。そのため, 島の成立年代や他種との生物間相互作用が形成された年代を推定することは困難である。その点, ヘビ類は一般的に分散能力が乏しく, 本土から頻繁に島への侵入が起こりにくいので, 分子マーカーを用いた集団遺伝学的な解析に適していると言える。

また, シマヘビは, 伊豆諸島への供給源と考えられる本州, 四国, 九州にも広く分布しており, 生物地理学的な研究に適した材料である。伊豆諸島では体長的大型化や小型化, 体色の変異が存在し, その変異は餌種との生物間相互作用などによって進化した適応形質であると考えられることから, 生物間相互作用の進化史の解明に発展させることができる。



図 2. 伊豆諸島およびその周辺本土におけるシマヘビの採集地点。今回の解析でもちいたシマヘビ (*Elaphe quadrivirgata*) の採集地点を示した。伊豆諸島の 7 島 (大島, 利島, 新島, 式根島, 神津島, 祇苗島, 御蔵島) と (灰色に塗りつぶしてある島), その周辺本土の 20 地点 (主な地点を●で示した)。

材料と方法

我々は伊豆諸島のシマヘビがいつどこから来たのか明らかにするために、ミトコンドリア DNA を用いた分子系統学的な解析を行った。調査地としたのは、伊豆諸島 7 島（大島、利島、新島、式根島、神津島、祇苗島、御蔵島）と本州の太平洋沿岸の約 20 地点で（図 2）、合計約 350 個体を用いた。分子マーカーはミトコンドリア DNA チトクローム b 領域（約 1000 bp）を使用し、塩基配列を決定した後、ベイズ法を用いて系統樹を作成し、分岐年代を relaxed molecular clock 法（Drummond et al. 2006；Burbrink and Lowson 2007；Drummond and Rambaut 2007）を用いて推定した。

結果

シマヘビの分子系統学的な解析により 41 個のハプロタイプが検出され、系統樹は大きく 2 つのクレード（ α と β ）に分かれた。クレード α は主に東日本の本土と伊豆諸島の大島と御蔵島の個体で構成されていた。このクレードが多様化した年代を推定したところ約 60 万年前となった。伊豆諸島の御蔵島はいくつかのハプロタイプで構成されていたが、単系統群を形成し、御蔵島へのシマヘビの移入は一回である可能性が考えられた。一方、大島は単系統群を形成せず、 α クレード内に散在していることから大島へは複数回移住した可能性が考えられた。クレード β は伊豆諸島の利島、新島、式根島、神津島、祇苗島と西日本の個体で構成されており、このクレードが多様化し始めたのは約 60 万年前と推定された。伊豆諸島の利島から祇苗島までは単系統群を形成し、内部では近い島同士が近縁であることが明らかとなった。

まとめと今後の展望

伊豆諸島のシマヘビが「いつ」・「どこから」来たのかを分子系統学的な解析と年代推定の結果から考察してみたい。まず、「どこから」であるが、伊豆諸島のシマヘビは本土から少なくとも 3 回侵入したことが本土の集団との系統関係より明らかになった。1 つ目は東日本から大島、2 つ目は東日本から御蔵島、そして 3 つ目は西日本から利島～神津島である。さらに大島のシマヘビは何度も東日本の各地から侵入した可能性もあることが分かった。次に「いつ」であるが、年

代推定を行った結果、伊豆諸島のそれぞれの島には約 60 万年前に侵入したことが推定できた。今後はより詳細な検討をするために、解析する分子マーカーを増やすとともに、シマヘビの形態の適応進化を起こさせたであろう他種との関係も明らかにしたいと考えている。

謝辞

シマヘビの採集に協力していただいた東邦大学理学部地理生態学研究室の皆様、研究に対して有益な助言をしていただいた関 啓一氏、高橋洋生氏、水田 拓氏にこの場をお借りして感謝いたします。

引用文献

- Burbrink, F. T. and Lawson, R. (2007) How and when did Old World ratsnakes disperse into the New World? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43 : 173-189.
- Drummond, A. J., Ho, S. Y. W., Phillips, M. J. and Rambaut, A. (2006) Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4 : e88.
- Drummond, A. J. and Rambaut, A. (2007) BEAST : Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7 : 214.
- Hasegawa, M. and Moriguchi, H. (1989) Geographic variation in food habits, body size, and life-history traits of the snakes on the Izu islands, *Current Herpetology in East Asia*. (ed. by M. Matsui, T. Hikida and R.C. Goris), pp. 414-432. Herpetological Society of Japan, Kyoto.
- Hasegawa, M. (2003) Ecological diversification of insular terrestrial reptiles : a review of the studies on the lizard and snakes of the Izu Islands. *Global Environmental Research* 7 : 59-67.
- Hasegawa, M. and Mori, A. (2008) Does a gigantic insular snake grow faster or live longer to be gigantic? Evidence from a long-term field study. *South American Journal of Herpetology* 3 : 145-154.
- Mori, A. and Hasegawa, M. (2002) Early growth of *Elaphe quadrigata* from an insular gigantic population. *Current Herpetology* 21 : 43-50.

伊豆諸島におけるアカネズミの分布と集団遺伝構造

武智玲奈*・林 文男

192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京理工学研究科生命科学専攻

(*E-mail: takechi-reina@ed.tmu.ac.jp)

日本のアカネズミ類

アカネズミ属 *Apodemus* は旧北区に分布する (金子 2006). このうち, アカネズミ *A. speciosus* (Temminck, 1844) とヒメネズミ *A. argenteus* (Temminck, 1844) が日本固有種で, とともに北海道, 本州, 四国, 九州, およびその属島に分布する. 日本にはこの他, ハントウアカネズミ *A. peninsulae* (Thomas, 1907) が北海道のみに生息する. ハントウアカネズミは北海道だけでなく, サハリン, シベリア, 中国東北部, 朝鮮半島にかけて分布する. また, セスジネズミ *A. agrarius* (Pallas, 1771) が尖閣諸島の魚釣島で記録されている. この種は不連続な分布を示し, 東側ではアムール川から中国, 朝鮮半島, 済州島, 台湾に, 西側ではバイカル湖から東ヨーロッパにかけて生息している.

アカネズミ属では, ミトコンドリア DNA の *cyt b* (1140 bp) と核 DNA の IRBP (1152 bp) による系統解析の結果, アカネズミ, セスジネズミ, ハントウアカネズミ, 台湾産のタイワンモリアカネズミ *A. semotus* (Thomas, 1908) の 4 種が一つのグループを形成し, ヒメネズミはこれとは異なる単独のグループを, 他種がさらに別の 2 つのグループを形成することが明らかとなっている (Serizawa et al. 2000). ミトコンドリア DNA の全 D-loop (853-907 bp) の解析でも, アカネズミ, セスジネズミ, ハントウアカネズミがともに短い CSB 構造をこの D-loop 内にもつ点で一つのグループを作り, 他のヨーロッパ産の種と区別されることが示されている (Bellinva 2004). さらに Liu et al. (2004) は中国産の多くの種を加えて *cyt b* (全長) による系統解析を行った. その結果, アカネズミ, セスジネズミ, ハントウアカネズミ, シェブリエアカネズミ *A. chevrieri* (Milne-Edwards, 1868) (セスジネズミの亜種とされることもある) が一つのサブグループを, タツアカネズミ *A. draco* (Barrett-Hamilton, 1900), *A. ilex* Thomas, 1922 (タツアカネズミと同種とされることもある), タイワンモリアカネズミ (タツアカネズミの亜種とされることもある), オオミミモリアカネズミ *A. latronum* Thomas, 1911 が別のサブ

グループを形成することが明らかになった.

DNA 解析に基づいた種内変異についてもよく調べられている. アカネズミについては, ミトコンドリア DNA の *cyt b* (402 bp あるいは 1140 bp) および核 DNA の IRBP (1152 bp) の系統解析がなされている (Suzuki et al. 2004; Tomozawa and Suzuki 2008). その結果, 染色体数が東西で $2n=48$ と 46 と違うにもかかわらず, 北海道, 本州, 四国, 九州では分集団化が起こっていない. かわりに, 隠岐島前, 対馬, 伊豆諸島, 薩南諸島などの島嶼部には, 本土とは別の共通の遺伝集団が形成されている. ヒメネズミについては, ミトコンドリア DNA の *cyt b* (402 bp あるいは 1140 bp) の解析から, 個体ごとに遺伝的変異は大きい, 島嶼も含めて分集団化は進んでいないことが示されている (Suzuki et al. 2004). ハントウアカネズミについては, ミトコンドリア DNA の *cyt b* (402 bp あるいは 1143 bp) による系統解析の結果, 北海道, サハリン, 沿海州からシベリアを含む地域のグループ, シベリア地域のグループ, 朝鮮半島のグループの 3 つに分けられている (Serizawa et al. 2002). 北海道産は 1 番目のグループに含まれるが, 他地域にはない固有のハプロタイプをもっている. セスジネズミは, 東ヨーロッパ-シベリア地域と中国-極東ロシア地域とに不連続に分布するが, RAPD-PCR 解析の結果, 両者間で各型の頻度の違いがあるのみで質的な差は見いだされていない (Atopkin et al. 2007). ミトコンドリア DNA の制限酵素断片を済州島個体群と朝鮮半島個体群で比較した結果によると, 済州島では遺伝的に大きな差異があることが明らかにされている (Koh and Yoo 1992). タイワンモリアカネズミについては, ミトコンドリア DNA の *cyt b* と D-loop 領域の PCR-RFLP 解析によって, 台湾の北部と南部で遺伝的に異なる集団が形成されていることがわかっている (Hsu et al. 2001).

伊豆諸島のアカネズミ

アカネズミは, 伊豆諸島にも分布する. 大島 (面積

91.1 km², 標高 764 m), 新島 (23.2 km², 342 m), 式根島 (3.9 km², 109 m), 神津島 (18.5 km², 571 m), 三宅島 (55.4 km², 775 m) には生息するが, 本土に近いが小さい島である利島 (4.1 km², 508 m), 三宅島より南に位置する御蔵島 (20.6 km², 851 m), 八丈島 (62.5 km², 854 m), 八丈小島 (3.1 km², 617 m), 青ヶ島 (6.0 km², 423 m) には生息しない (高田ら 1999). 本土に近い島に分布し, かつ小さい島には分布しないという傾向から, 各島のアカネズミは漂着個体に起源したと考えられる. 一方で, これらの島々では人里にもアカネズミが生息し, また, ネズミ類ではアカネズミとハツカネズミ (大島, 新島, 神津島, 三宅島, 八丈島) のみしか, 食虫類ではジネズミ (利島, 新島, 式根島) のみしか見られないことから, 人の移動にともなう分布拡大の可能性が指摘されている (高田 1999).

伊豆諸島を含むアカネズミの集団間の形態的差異については, Ueda and Takatsuki (2005), Takada et al. (2006), Kageyama et al. (2009) の研究がある. オスの方が平均的には大きいので (Ueda and Takatsuki 2005), 性別に比較を行っているが, 過去に陸続きとなった隠岐諸島に比べ, 海洋島である伊豆諸島では島嶼間での体型や頭骨の形態的差異が大きく, それは創始者効果のためであろうと推定されている (Takada et al. 2006). また, 体型や頭骨の変異に関するさらに詳細な比較から, 神津島は本州の集団と変わらないが, 大島, 新島 (式根島を含む), 三宅島は本州の集団とはまったく異なるそれぞれ独自の 3 集団を形成していることが明らかとなっている (Kageyama et al. 2009). 頭骨の形態に関して, 神津島のアカネズミが本土のものと区別できない理由としては, この島に人が住みつくようになってから持ち込まれた可能性があげられている (Kageyama et al. 2009).

伊豆諸島での集団遺伝構造

しかし, 伊豆諸島のアカネズミについての詳細な集団遺伝学的解析は行われていない. Suzuki et al. (2004) および Tomozawa and Suzuki (2008) による日本全体のアカネズミの分子系統地理学的研究において, 大島産 2 個体, 新島産 2 個体 (核 DNA ではさらに 2 個体), 式根島産 1 個体 (核 DNA ではさらに 1 個体), 三宅島産 4 個体の *cyt b* (402 bp) と IRBP (1152 bp) の解析結果が含まれている. 伊豆諸

島内だけの結果をみると, *cyt b* では, 新島と式根島産が同一ハプロタイプをもち, それと三宅島産が近縁のハプロタイプをもつ. 一方, 大島産はこれらとは異なるハプロタイプをもつ. IRBP では, 新島, 式根島, 三宅島産で同一の配列型となり (ただし新島には固有の他の 1 配列型あり), 大島産では 3 つの配列型が認められ, 1 つは前者と類似するが, 他はそれとは異なる型である.

これまでの DNA 解析では, 残念なことに神津島のアカネズミが含まれていない. また, *cyt b* (402 bp) と IRBP (1152 bp) では, 塩基配列の差異は多くても十数塩基, 通常は数塩基であろう. そこで, 我々は, アカネズミにおいて多くの変異を含み, 近隣個体群間の遺伝的差異の検出に使用されたミトコンドリア DNA の D-loop 領域の塩基配列に基づいて (Hirota et al. 2004), 伊豆諸島 (大島, 新島, 神津島, 三宅島) および本州 (千葉県房総半島南部の千倉, 東京都高尾, 静岡県伊豆半島湯ヶ島および遠州灘に面した掛川) のアカネズミの集団遺伝学的解析を行った (図 1) (Takechi and Hayashi 未発表).

系統解析から, 本州側の調査地である千倉, 高尾, 湯ヶ島, 掛川で得られたアカネズミでは, 個体変異が多いがよく混ざり合った集団が形成されていることが示された (図 2). 神津島の個体もこの本州側の集団

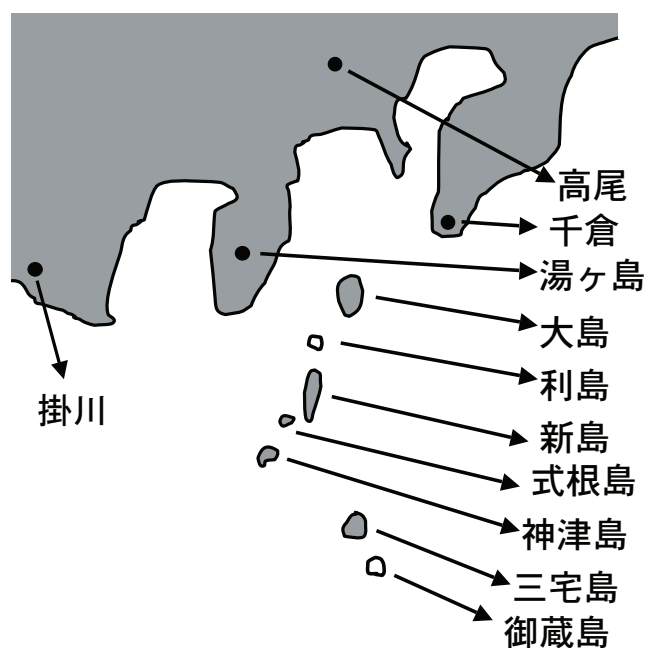


図 1. アカネズミの分布と調査地点. アカネズミは利島, 御蔵島およびそれ以南の八丈島, 八丈小島, 青ヶ島には分布しない. 式根島のアカネズミについては未調査.

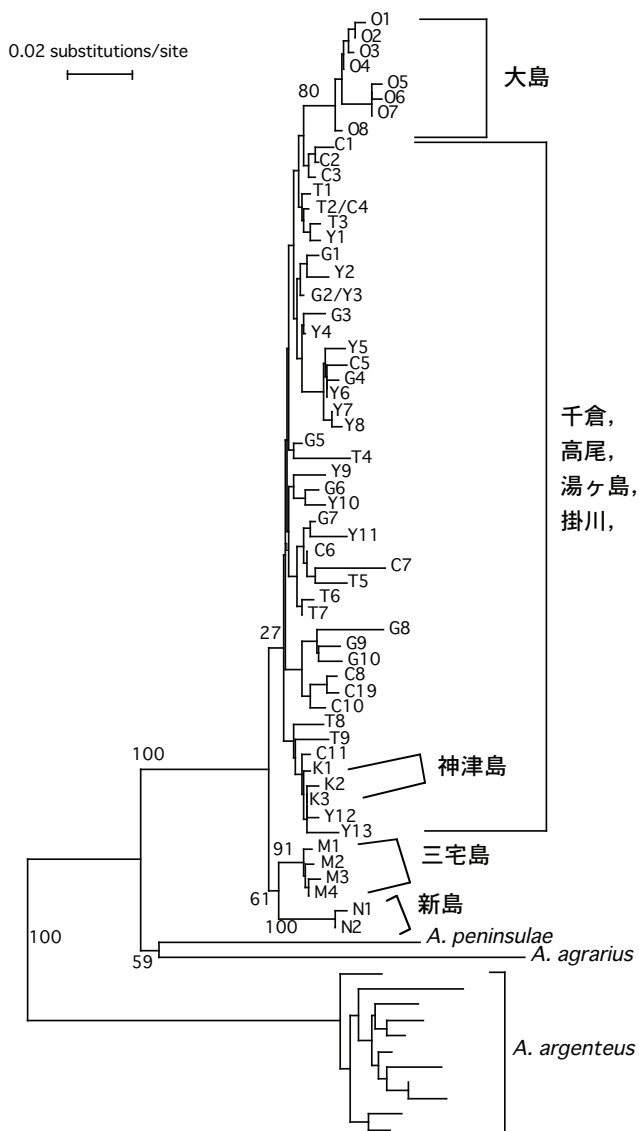


図 2. ミトコンドリア DNA の D-loop 領域約 300 塩基の配列に基づく系統樹 (近隣結合法, 主要部のブートストラップ確率%のみ示す). O は大島の, N は新島の, K は神津島の, M は三宅島の, C は千倉の, T は高尾の, Y は湯ヶ島の, G は掛川のアカネズミのそれぞれのハプロタイプを示す. ハントウアカネズミ *A. peninsulae* (ロシアバイカル湖産) とセスジネズミ *A. agrarius* (チェコ産) については GenBank より入手 (Bellinvia 2004). 外群としてヒメネズミ *A. argenteus* (千葉県房総半島千倉, 東京都高尾, 静岡県伊豆半島湯ヶ島産) を使用 (Takechi and Hayashi 未発表データ).

とほとんど区別できない (神津島の 3 つのハプロタイプは固有でかつ類似しているが). これに対し, 三宅島と新島では他と区別できるそれぞれに独自のハプロタイプが得られた. また, 大島でも固有のハプロタイプ群が得られた.

集団の遺伝的多様性をハプロタイプ多様度 $n(1 - \sum p_i^2)/(n-1)$ として計算した結果 (p_i は i 番目のハプロタイプの頻度, n はサンプル数), 本州の 4 地点ではいずれも多くハプロタイプが認められ, 高い多様度を示したが, 伊豆諸島では見いだされるハプロタイプ数が少なく, 低い多様度となっていた (表 1). とくに小さい島である新島と神津島ではそれが顕著であった.

以上の結果より, 現在の伊豆諸島のアカネズミに関しては, 各島への移入が多数回生じていないこと, 移入のイベントは各島に独自で起こっており, 島間の交流はないこと (ただし式根島個体群は未解析), 三宅島と新島ではもっとも古い時代に, 大島が次に古く, 神津島には最近になって移入したこと, 漂着時の創始者効果あるいはその後の個体数変動にともなうビン首効果などの影響によって遺伝的多様性が低くなっていることが推測される. これらの結果は, 体型や頭骨の形態比較から得られた Kageyama et al. (2009) の結果とよく一致し, 遺伝的にも, 形態的にも伊豆諸島には不均一なアカネズミ集団が形成されていることが明らかである. 海洋島においては, 一般的には本土から島嶼に侵入した後に遺伝的分化が生じて特異な集団が形成される. 一方, 島嶼で固有の変化を起こした後, 再び本土へ移入した例がカリブ海のトカゲ (*Anolis* spp.) やハワイ諸島のショウジョウバエ (*Scaptomyza* spp.) などで知られている (Glor et al. 2005; O'Grady and DeSalle 2008). 今回の調査では, 伊豆諸島のアカネズミが伊豆半島など本土側へ再侵入を起こした証拠は得られなかった. 人為的分散の可能性についても, 今回得られたハプロタイプの全て

表 1. ミトコンドリア DNA (D-loop 領域約 300 塩基) のハプロタイプ数とその多様度.

調査地	千倉	高尾	湯ヶ島	掛川	大島	新島	神津島	三宅島
調査個体数	25	18	30	13	69	39	41	26
捕獲面積 (km ²)	1.4	0.9	3.5	0.8	2.5	2.3	0.9	1.4
ハプロタイプ数	11	9	13	10	8	2	3	4
ハプロタイプ多様度	0.903	0.875	0.931	0.948	0.732	0.189	0.389	0.588

が各島（神津島でも）に固有であること、一つの島の中に他の島のハプロタイプが混入していなかったことから、それを積極的に支持する証拠は得られなかった。今後とも、アカネズミの人為的移動がないように注意する必要があると考えられる。地史的所産を我々は守り続けて行かなければならない。

偶然にも、各島に固有な遺伝的組成をもつアカネズミ集団が伊豆諸島では形成されている。今後、生活史特性、採食行動、繁殖行動、対捕食者行動などを履歴の異なる島嶼間で比較することによって、地域適応の実態が把握できるかも知れない。昔も今も、島はやはりすぐれた自然の実験場である。

謝辞

アカネズミは DNA 抽出用の微小組織片を採取した後、捕獲地点に放逐した。この作業は、東京都、千葉県、静岡県から許可を得て行った。関係各位に感謝の意を表したい。この研究の一部には武智の科学研究費特別研究員奨励費（21・7638）を使用した。

引用文献

- Atopkin DM, Bogdanov AS, Chelomina GN (2007) Genetic variation and differentiation in striped field mouse *Apodemus agrarius* inferred from RAPD-PCR analysis. *Russian Journal of Genetics* 43 : 665-676.
- Bellinva E (2004) A phylogenetic study of the genus *Apodemus* by sequencing the mitochondrial DNA control region. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42 : 289-297.
- Glor RE, Losos JB, Larson A (2005) Out of Cuba : overwater dispersal and speciation among lizards in the *Anolis carolinensis* subgroup. *Molecular Ecology* 14 : 2419-2432.
- Hirota T, Hirohata T, Mashima H, Satoh T, Obara Y (2004) Population structure of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia : Muridae), in suburban landscape, based on mitochondrial D-loop sequences. *Molecular Ecology* 13 : 3275-3282.
- Hsu F-H, Lin F-J, Lin Y-S (2001) Phylogeographic structure of the Formosan wood mouse, *Apodemus semotus* Thomas. *Zoological Studies* 40 : 91-102.

- Kageyama M, Motokawa M, Hikida T (2009) Geographic variation in morphological traits of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia, Muridae), from the Izu Island group, Japan. *Zoological Science* 26 : 266-276.
- 金子之史 (2006) ネズミの分類学 生物地理学の視点. 東京大学出版会.
- Koh HS, Yoo BS (1992) Variation of mitochondrial DNA in two subspecies of striped field mice, *Apodemus agrarius coreae* and *Apodemus agrarius chejuensis*, from Korea. *Korean Journal of Zoology* 35 : 332-338.
- Liu X, Wei F, Li M, Jiang X, Feng Z, Hu J (2004) Molecular phylogeny and taxonomy of wood mice (genus *Apodemus* Kaup, 1829) based on complete mtDNA cytochrome *b* sequences, with emphasis on Chinese species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33 : 1-15.
- O'Grady P, DeSalle R (2008) Out of Hawaii : the origin and biogeography of the genus *Scaptomyza* (Diptera : Drosophilidae). *Biology Letters* 4 : 195-199.
- Serizawa K, Suzuki H, Iwasa MA, Tsuchiya K, Pavlenko MV, Kartavtseva IV, Chelomina GN, Dokuchaev NE, Han S-H (2002) A spatial aspect on mitochondrial DNA genealogy in *Apodemus peninsulae* from East Asia. *Biochemical Genetics* 40 : 149-161.
- Serizawa K, Suzuki H, Tsuchiya K (2000) A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes. *Biochemical Genetics* 38 : 27-40.
- Suzuki H, Yasuda SP, Sakaizumi M, Wakana S, Motokawa M, Tsuchiya K (2004) Differential geographic patterns of mitochondrial DNA variation in two sympatric species of Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus*. *Genes and Genetic Systems* 79 : 165-176.
- 高田靖司・酒井英一・植松 康・立石 隆 (1999) 伊豆諸島における小哺乳類の分布. *日本生物地理学会会報* 54 : 9-19.
- Takada Y, Sakai E, Uematsu Y, Tateishi T (2006)

- Morphological variation of large Japanese field mice, *Apodemus speciosus* on the Izu and Oki Islands. Mammal Study 31 : 29-40.
- Tomozawa M, Suzuki H (2008) A trend of central versus peripheral structuring in mitochondrial and nuclear gene sequences of the Japanese wood mouse, *Apodemus speciosus*. Zoological Science 25 : 273-285.
- Ueda H, Takatsuki S (2005) Sexual dimorphism of *Apodemus speciosus* in wild populations. Mammal Study 30 : 65-68.

伊豆諸島および伊豆半島におけるシモダマイマイの生態的・遺伝的変異

林 守人*・千葉 聡

980-8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 東北大学生命科学研究科進化生態学講座

(*E-mail: hayashimorito@hotmail.com)

はじめに

伊豆半島はかつて伊豆諸島の一員であった。この古伊豆半島はフィリピン海プレートの動きとともに北上し、本州との衝突を経て半島となった。このような海洋プレートの移動に伴う陸塊同士の衝突は、過去に地球上で何度も繰り返されてきた。これらの衝突は地質面の影響のみならず同時に生物相同士の衝突を引き起こし、大規模な絶滅の引き金になるなど地球上の生物の運命を左右してきたと言われている。陸塊同士が連結した後、陸橋を渡り出入りする動植物群は一体いかなる影響を及ぼし合うのだろうか。仮に現在、伊豆諸島の島々のどれかが本州とつながれば生物学的に何が起こるのだろうか。現在の伊豆諸島のように、島であった頃の伊豆半島には陸貝であるシモダマイマイが分布していたと考えられる。伊豆半島の本州への衝突後、シモダマイマイはどのような運命を辿ったのだろうか。移動能力の乏しいカタツムリではその分布の拡大縮小もスローモーション、太古の衝突の余波が伊豆半島において未だに観察できる。本稿では現在の伊豆半島における陸貝の分布から、衝突のインパクトが島のカタツムリにもたらした影響を考察した。

また、伊豆半島と伊豆諸島におけるシモダマイマイの種内・集団内変異にも目を向けた。伊豆諸島のシモダマイマイは島ごとにその色彩が異なる事で知られている。こういった島嶼における多様化の例として、ハワイなどの古い島々では、種分化がすでに完了している複数の近縁種を対象とした研究例が数多くある。一方同じ多様化でも伊豆諸島のシモダマイマイでは種内変異を観察することが可能である。シモダマイマイはいつどのようにしてどこから伊豆諸島へとたどり着き、この多様な形態をもつに至ったのか。島内の各集団に目を向けたとき、遺伝的変異と形態変異にはどのような関係が見られるのだろうか。そしてそれらは集団の起源である伊豆半島とどう違うのだろうか。本稿ではこれらの疑問に答えるために、分子、形態の両面からシモダマイマイの集団を解析した。

伊豆半島のシモダマイマイ

伊豆半島に分布する陸貝ミスジマイマイとその亜種シモダマイマイは、一般に種を見分ける重要な基準とされている生殖腺の構造が酷似している。ただし伊豆半島においてこれらの二種の外部形態をプロットしていくと、伊豆半島南東部の加茂郡河津町の中心を流れる河津川を境にその色彩は大きく変わる。この川の北部に分布する種がミスジマイマイで南部側に分布する種がシモダマイマイである。この分布はおそらく伊豆半島が本州とつながったことによってもたらされた陸塊同士の衝突の痕跡である。シモダマイマイが伊豆半島の衝突前から存在する白浜層群の上に分布していることからみて、伊豆半島が島嶼だった時期にはシモダマイマイが分布していたことはまず間違いがない。シモダマイマイが伊豆諸島の大島から神津島にかけて分布していることもこれを支持している。本土とつながった伊豆諸島には本土からミスジマイマイが侵入を始めた。このためシモダマイマイはその分布を伊豆半島全域から現在の伊豆南部へと縮小したと考えられる。

一方これらの二種を約 500 塩基のミトコンドリア 16SrRNA で解析すると、ハプロタイプの分布は伊豆半島南部、伊豆諸島といったシモダマイマイの分布域を忠実に再現する (図 1 中のグループ S)。一方伊豆半島北側に目を向けると、ミスジマイマイのハプロタイプの分布はグループ K, N, B と色々なものが混在していることが分かる (図 1)。グループ S も含めこれらのハプロタイプの分布は伊豆半島において南北方向に積み重なっている。この分布はグループ S 以外のハプロタイプが異なる時期に伊豆半島北部の陸橋から侵入したことを物語っている。またグループ B に関してはヒタチマイマイのハプロタイプに近いため、ヒタチマイマイとミスジマイマイの遺伝子浸透を観察している可能性が高い。従ってこのグループ B を除いて考えた場合のシモダマイマイとミスジマイマイの mt16SrRNA における遺伝距離は約 8.6% となり非常に大きい値が求められた (Hayashi and Chiba

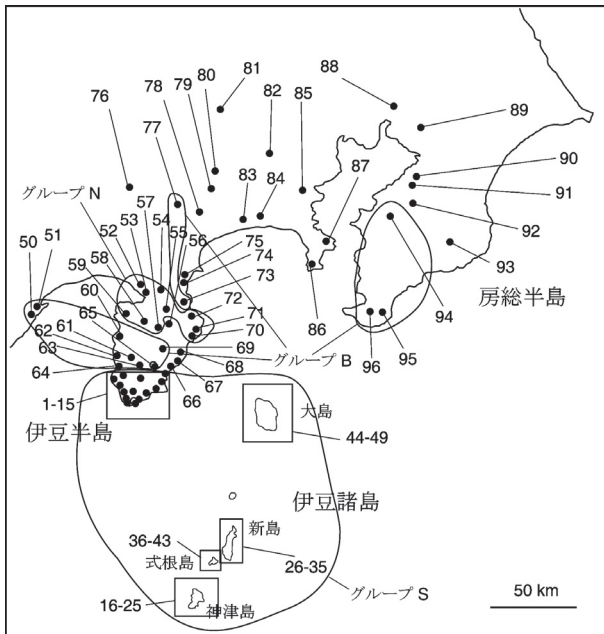


図 1. 採集地点。グループ B, N, S は線で囲われている。その他のものはグループ K (Hayashi and Chiba 2004 より一部改変後転載)。

2000)。伊豆半島の本土への衝突が 100 万年前、陸橋形成が 80～90 万年前であると考えられることから (Sugimura 1972; Niitsuma and Matsuda 1984; Kitazato 1997), マイマイ属の 16SrRNA は 100 万年で 10% という非常に大きな進化速度を有していると推定できる。またこの点に関しては、マイマイ属だけでなく陸貝全般のミトコンドリア DNA に大きな変異が蓄積されている事が分かってきており、今後のメカニズム解明に期待がかかる (Davison 2002)。

川を挟んで両種が接するこの状態、ミスジマイマイの南への侵入が河川のような地理的障壁の前で一時停止を繰り返してきたのかもしれない。また天城山中でミスジマイマイ、シモダマイマイがめったに見られないことから、こういった高地環境がミスジマイマイとシモダマイマイを隔てる障壁としての役割をはたしている可能性は高いだろう。またその他にも伊豆半島では陸貝の分布に火山活動が影響を与えてきた可能性がある (Shimizu and Ueshima 2000; Hayashi and Chiba 2000)。伊豆半島南部では白浜層群がむきだしになっているが、北部ではこの白浜層群の上に熱海層群が乗っている。白浜層群は伊豆半島が本土に衝突する以前の地層であり、熱海層群は伊豆半島と本州がつながった後に形成された火山性の地層である。このように伊豆半島が本州とつながった後に半島北部で起こった火山活動は、動植物の分布に大きな影響を与えた可能性がある。かつて北伊豆にもシモダマイマイが

分布していた頃、もし北伊豆での一連の火山活動がシモダマイマイの多くの集団を消滅させたとしたら、その空白域には本土側と半島側の両端から集団が侵入したのだろう。そしてこのサイクルが何度も繰り返され伊豆半島のシモダマイマイの分布は徐々に南へと後退した可能性がある。

伊豆諸島のシモダマイマイ

伊豆諸島のシモダマイマイの遺伝的変異は mt16SrRNA 約 500 塩基において同一である (図 2 中のハプロタイプ Is1)。ハプロタイプ間の遺伝距離から、伊豆諸島の集団はごく最近南伊豆町妻良あたりから伊豆諸島に渡ったものだと考えられる。ここでマイマイ属における進化速度を 100 万年で 10% と仮定すると、伊豆諸島のシモダマイマイの集団はごく最近、数万年前に分散したと推定できる。ハプロタイプが同一であることを考えると、島間における分散としては飛び石的な分散を仮定するのが最も自然だろう。縄文海進が起こる前の伊豆諸島は島間の水深が今よりも最大で 140 m 浅かったと見積もられているため、島間の距離が近かった事が考えられる。このような状態では飛び石的な分散が起こりやすかった可能性もある。これらの島々は本土から 50～150 km という海洋島としては比較的近距離にある。従って、伊豆半島から伊豆諸島へのシモダマイマイの海を越えた分散は度々起っているはずである。それに関わらず、伊豆諸島でハプロタイプが一致しているということは、このハプロタイプが島に到達したあと集団内で遺伝的浮動がかなり効いていることを示唆している。こうしたことを踏まえ次は色彩多型に目を向けてみよう。

伊豆諸島のシモダマイマイについては島間で模様の特徴が異なることが今までも知られていた。さらに殻の色彩多型を図 3 のようにスコアしていくと、各島の集団内においても模様の均等度 (Pielou 1996) と多様度 (Simberloff 1972; Heltshe and Forrester 1983) の平均は伊豆半島の集団よりも大きくなった (図 4)。つまり、伊豆諸島のシモダマイマイは島間で大きな変異がみられるだけでなく、島ごとの集団内で大きな変異が維持されているのである。従って、遺伝的な多様度が小さい伊豆諸島で色彩の均等度・多様度が大きくなるという一見相反する結果になる。ただ、わずか数万年という短期間で島に渡ったシモダマイマイが各島で次々と特徴的な模様に進化したことと、島の集団内

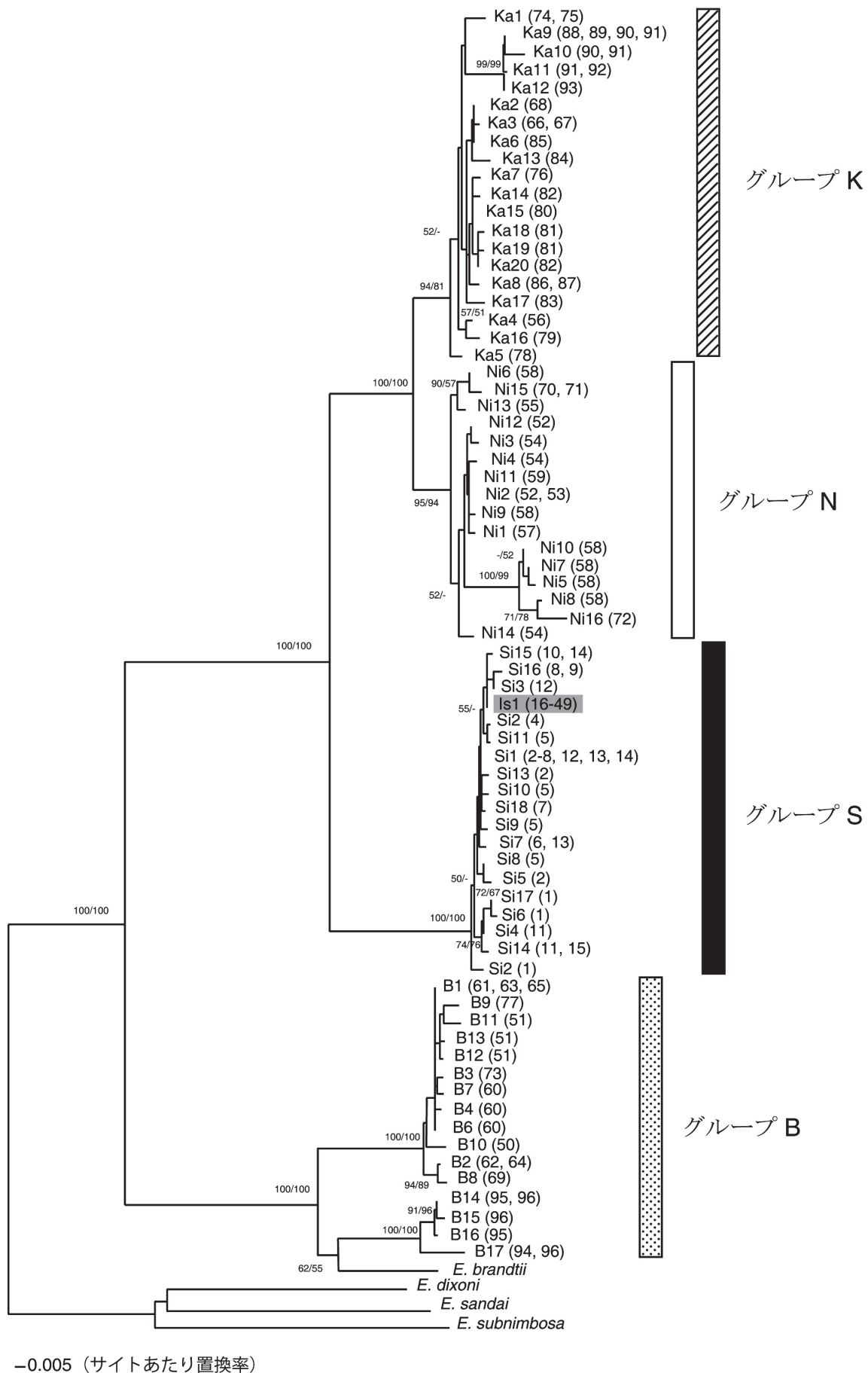


図 2. ミトコンドリア 16SrRNA 約 500 塩基を用い 96 の集団を解析した近隣結合法による系統樹。ブートストラップは 500 回反復し近隣結合法, 最大節約法それぞれの値を示した。50%以下は-とし, 双方の値が 50%以下の場合には表示していない。() 内は集団の番号に対応している (Hayashi and Chiba 2004 より一部改変後転載)。

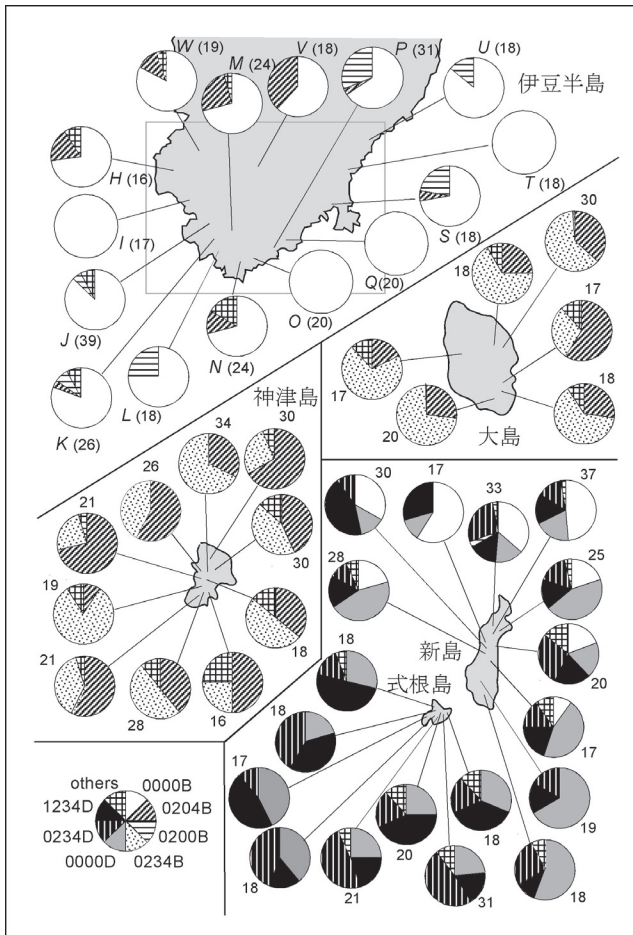


図 3. シモダマイマイの殻における色彩の地理的変異。円グラフ横の数字は集団の番号, () 内は集団サイズを示す (Hayashi and Chiba 2004 より一部改変後転載)。

で多様な模様が維持されていることはそれぞれ全く別のメカニズムによる可能性がある点に注意しなければならない。例えば、島間で模様が異なる原因として創始者効果などが考えられるが、集団ごとの模様の多様性が本土よりも大きく保たれていることを創始者効果で説明することは出来ない。一方で例えばもし色彩多型の進化が各島のマイクロハビタットを反映するものだとすれば、双方を同じメカニズムで説明できる可能性がある。

伊豆諸島において集団中に色彩多型が維持されている典型例は新島の林床である。これらの殻の色彩は黒タイプと白タイプに明確に分かれ、さらに多様な色帯が見られる (図 5)。これらを維持しているメカニズムはいかなるものだろうか。集団中のハプロタイプが完全に一致していることからみても、ニュートラルな状態で色彩の多型がこれだけ各集団で平行して維持されることは考え難い。順序としてはまず何らかの選択

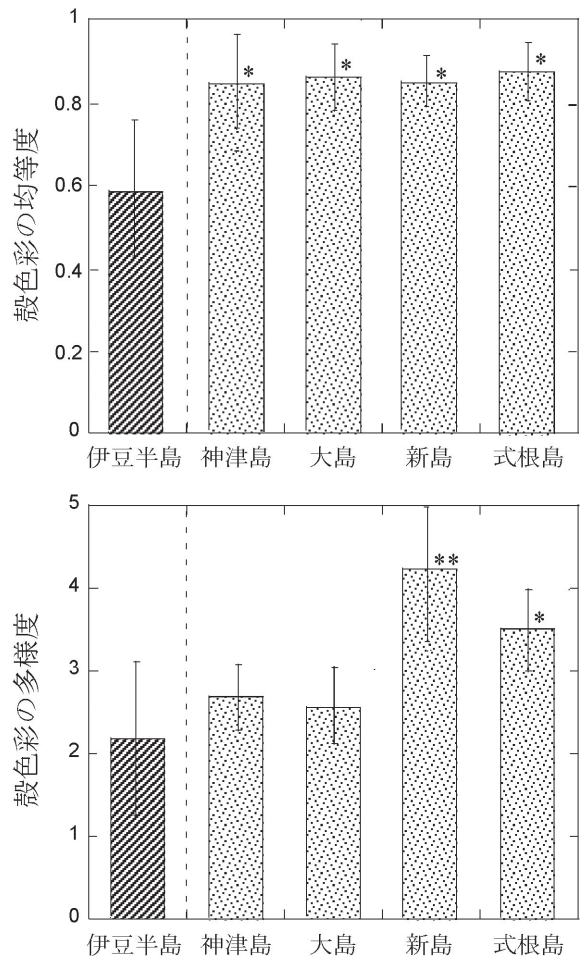


図 4. 伊豆半島と伊豆諸島各島における殻色彩の均等度と多様度の平均。エラーバーは標準偏差。伊豆半島に比べ伊豆諸島の均等度および多様度が有意に高いことが分かる。*は $P<0.05$, **は $P<0.01$ を示す (Hayashi and Chiba 2004 より一部改変後転載)。

的な機構を考えるのが自然であろう。集団中の色彩多型維持を説明するものとして、例えば捕食者が集団中により多い頻度で存在する色彩を好むといったような頻度依存的な色彩選択が働いている可能性がある (Clarke 1969; Allen 1988)。その他にも、本土で特定の模様への捕食圧によって模様の多様性が狭められていたものが、捕食者の乏しい島嶼では解放され様々な色彩変異が固定できるようになった可能性なども考えられるだろう。また種間競争が減少したことによって幅広いニッチ利用が可能になったことによる形質解放とそれに伴う形態 (色彩) の進化が起こった可能性もある (Roughgarden 1972; Schluter 2000)。選択的なものの他に、陸貝では種間の交雑によって形態の多様性が増大するという研究報告もあるが (Chiba 1993, 2005), 伊豆諸島においてシモダマイマイの形態を大きく左右するような種間の交雑の痕跡はみられないためこの可能性は低いと考えられる。いずれにしても伊



図 5. 新島で一般的にみられるシモダマイマイの殻色彩。これらは同じ集団内に存在する。

豆諸島のシモダマイマイの集団に創始者効果や遺伝的浮動が強く働いていることはハプロタイプが均一であることから明らかであり、色彩の均等度・多様度が伊豆半島よりも高いことは驚くに値する。こういったボトルネックのかかった集団内でいかにして多様な色彩変異が蓄積・維持されているのか、という疑問を明らかにする事は今後に残された課題である。一方伊豆諸島におけるシモダマイマイの島間の生態的な分化もそのメカニズムが未解明のままである。これらの島ごとに観られる模様の起源を明らかにすることは、島嶼集団間で種分化が起こる前に、遺伝的・生態的変異がどのように蓄積されるのかを理解する事でもある。このように伊豆半島、伊豆諸島のシモダマイマイにはまだまだ多くの魅力的な謎が残されており、今後の詳細な遺伝的・生態的研究が必要である。

おわりに

遺伝的証拠から比較的近年島に到達したと思われる伊豆諸島のシモダマイマイが多様な色彩変異を蓄積しているという結果は実に不思議である。一般的に島嶼には固有の形態や種がみられることが知られているが、ガラパゴスやハワイ、タヒチなどといった地史的に古く大洋上の孤立した群島の例が抜きに出て有名である。対して、伊豆諸島では比較的新しい生物相を観察することが可能である。種内変異という点から考えると進化の教科書に登場する固有種満載の典型的な海洋島ではなく、固有種として確立される前のステージを観察できる伊豆諸島は大変面白い場所である。また海洋島の生物史では島の誕生とそれに伴うパイオニアの到来、そして固有種の誕生までという過程がクロ-

ズアップされることが多い。対して伊豆半島は本州への衝突を経て島としての終焉を迎えた例である。このように伊豆半島のユニークな点は、島嶼の本土化とその影響を研究できるところにある。衝突に伴う本土の集団の侵入とシモダマイマイの分布縮小の過程。こうした大地質イベントが種の栄枯盛衰を左右する様子、かたや伊豆諸島で様々な色彩多型が小集団内で進化し維持されている様子から、陸海の地質活動、それに伴う環境形成、そして生物相の挙動が密接に関わっているのだということを改めて実感できる。

謝辞

採集を補助していただいた渡辺雄二氏、野外作業に協力下さった三浦 収博士、池田尚史氏、三品陽平氏、三浦大地氏、資料作成に協力下さった若山典央博士、有益なアドバイスを下さった Angus Davison 博士、研究に専念できるよう尽力下さった東北大学生物事務のみなさまに感謝の意を表します。

引用文献

- Allen JA (1988) Frequency-dependent selection by predators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 319 : 485-503.
- Clarke B (1969) The evidence for apostatic selection. *Heredity* 24 : 347-352.
- Chiba S (1993) Modern and historical evidence for natural hybridization between sympatric species in *Mandarina* (Pulmonata : Camaenidae). *Evolution* 47 : 1539-1556.
- Chiba S (2005) Appearance of morphological novelty in a hybrid zone between two species of land snail. *Evolution* 59 : 1712-1720.
- Davison A (2002) Land snails as a model to understand the role of history and selection in the origins of biodiversity. *Population Ecology* 44 : 129-136.
- Hayashi M and Chiba S (2000) Intraspecific diversity of mitochondrial DNA in the land snail *Euhadra peliomphala* (Bradybaenidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 70 : 391-401.
- Hayashi M and Chiba S (2004) Enhanced colour polymorphisms in island populations of the land snail *Euhadra peliomphala*. *Biological Journal of the*

- Linnean Society 81 : 417-425.
- Heltshel JF and Forrester NE (1983) Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* 39 : 1-11.
- Kitazato H (1997) Paleogeographic changes in central Honshu, Japan, during the late Cenozoic in relation to the collision of the Izu-Ogasawara Arc with the Honshu Arc. *The Island Arc* 6 : 144-157.
- Niitsuma N and Matsuda T (1984) Collision in the south Fossa Magna area, central Japan. *Recent Progress of the Natural Science of Japan* 10 : 41-50.
- Pielou EC (1966) The measurement of diversity in different types of biological collection. *Journal of Theoretical Biology* 13 : 131-144.
- Roughgarden J (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist* 106 : 683-718.
- Schluter D (2000) *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press.
- Shimizu Y and Ueshima R (2000) Historical biogeography and interspecific mtDNA introgression in *Euhadra peliomphala*. *Heredity* 85 : 84-96.
- Simberloff D (1972) Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* 106 : 414-418.
- Sugimura A (1972) Plate boundaries in and near Japan. *Kagaku* 42 : 192-202.

オカダトカゲの分布とその起源—伊豆半島に乗ってきたトカゲ—

岡本 卓^{1*}・疋田 努²

¹305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2 国立環境研究所環境リスク研究センター侵入生物研究チーム

(*E-mail: okamoto.taku@nies.go.jp)

²606-8502 京都市左京区北白河追分町 京都大学大学院理学研究科生物科学専攻動物学教室

はじめに

オカダトカゲ (*Plestiodon latiscutatus*, トカゲ科, 爬虫綱; 図 1) は, 伊豆諸島と伊豆半島に固有分布するトカゲである. オカダトカゲの属するトカゲ属 (*Plestiodon*) は, 北米と東アジアに分布し, 約 40 種を含む. かつては *Eumeces* 属の一部とされていたが, 属の分類が最近見直された (Smith 2005; 疋田 2006). オカダトカゲの近縁種は, 極東ロシア沿岸部, 日本列島, 琉球列島, 台湾, 大陸中国南部に分布する 5 種で, これらとオカダトカゲの 6 種は, ニホントカゲ種群 (*P. latiscutatus* species-group) と呼ばれている (Hikida 1993). サハリン・対馬・朝鮮半島にはニホントカゲ種群やその近縁種は分布せず, 本種群は日本列島・琉球列島を含む東アジア島嶼域で多様化した古い固有要素と考えられている (Hikida and Motokawa 1999).

伊豆諸島と伊豆半島は, 大陸に由来する日本列島主部とは地質学的な由来が全く異なると考えられている. これらはフィリピン海プレート上の海底火山に由来する島弧で, プレート運動にともなって日本列島に接近・衝突しつつあると考えられている (例えば, 平 1990; 藤岡ほか 2004). このような特異な地史的背景の地域に, 日本列島の古い系統群と考えられるニホントカゲ種群の固有種が分布することは, 伊豆諸島の陸上動物相の成り立ちを考察するための興味深い題材となる. このような観点から, 以下でオカダトカゲの研

究史を概観する.

オカダトカゲの地理的変異とその解釈

オカダトカゲは, 新島と三宅島で採集された標本に基づいて, 伊豆半島を含む日本列島に広く分布するニホントカゲ *Eumeces latiscutatus* の亜種 *E. l. okadae* として Stejneger (1907) によって記載された. その後, Taylor (1936) 以降本種を独立種 *E. okadae* とみなすことが一般的になり, また一方で, 伊豆諸島のほとんどの島嶼に分布することもしだいに明らかにされてきた (例えば, 中村・上野 1963; 原 1976; 疋田 1979; Hikida 1993; 疋田 1996). しかし, 両種で異なると思われてきた形質において, オカダトカゲ種内に変異があるため, ニホントカゲとの境界は不明瞭であるといわれてきた.

ニホントカゲと伊豆諸島のオカダトカゲの違いとして言及されてきた形質として, 胴体中央付近の体鱗列数などの鱗の形質, 幼体の体色, 繁殖生態などが挙げられる. 体鱗列数は, ニホントカゲでは多くの個体が 26 列であるのに対し, オカダトカゲでは主に 28 列~30 列とやや多い傾向がある (Stejneger 1907; Taylor 1936; 中村・上野 1963; 疋田 1979; Hikida 1993; 疋田 1996). この特徴には島嶼ごとに変異があり, 南部の島嶼 (三宅島~青ヶ島) の集団でより顕著 (28 列~30 列) なのに対し, 北部の島嶼 (大島~神津島) の集団は体鱗列数が比較的少なく (26~28 列), この点ではニホントカゲに近い傾向にある (原 1976 (Hikida 1993)).

幼体の体色の違いも, 体鱗列数と並んで頻繁に言及される形質である (Taylor 1936; 中村・上野 1963; 疋田 1979; Hikida 1993; 疋田 1996). トカゲ属の多くの種の幼体は, 頭部~胴体は黒地に白~黄色の縦筋模様で, 尾が鮮やかな青色という特徴的な色彩を持つ. この色彩は成長とともに失われ, 成体ではほぼ全身が茶色になる (Taylor 1936; Richmond 2006). オカダトカゲは, この幼体の体色を早期に失う傾向にあるが,



図 1. 伊豆半島産オカダトカゲ.

この形質においても南部の島嶼の個体群ではより極端になるのに対し、北部の島ではその傾向がやや弱く、本州に最も近い大島ではニホントカゲに近い色彩を持つ (原 1976; 疋田 1979; 栗山ほか 2009). このほかにも、繁殖生態に関わる形質にも変異があり、ニホントカゲ (Hikida 1981) と比べて産仔数が少なく性成熟が遅いなどの傾向にある (Hasegawa 2003a, b). これらの特徴についてもオカダトカゲ種内に地理的変異があり、北部の島嶼の集団はよりニホントカゲに似る.

このように、伊豆諸島のオカダトカゲは、外部形態や繁殖生態において本州などのニホントカゲと異なった一定の傾向を持つが、島嶼ごとに変異があり、本州に近い北部の島嶼の集団がニホントカゲに似る傾向もある. よって、ニホントカゲとの違いは連続的で、ニホントカゲから派生した“側枝”にすぎないと考えられ、独立種でなく亜種とする見解も根強かった. 一方で、繁殖生態の変異は、島嶼ごとに異なる捕食動物相への適応の結果と考えられており (Hasegawa 2003a, b), 色彩の変異についても同様である可能性が指摘されている (栗山ほか 2009). また、トカゲ属の体鱗列数などの地理的変異は、必ずしも遺伝的関係を反映するわけではない (Motokawa et al. 2001). よって、これらの形質に基づいて、伊豆諸島の集団が古くから独立した系統なのかニホントカゲから最近派生した“側枝”なのかを推定するのは困難であった. このような状況では、分子データを用いたアプローチが有効と考えられる.

分子データによる近年の研究

Motokawa and Hikida (2003) は、伊豆半島を含む日本列島全域のトカゲ属の遺伝的変異を、アロザイムを用いて推定した. その結果、伊豆半島の個体群が日本列島の他地域のものと大きく分化しており、伊豆諸島の三宅島の個体群とごく近縁であることが明らかになった (図 2). 著者らは、この結果に基づき、伊豆半島の個体群をニホントカゲでなくオカダトカゲに含めるべきであると結論した. これにより、分類が変更されることになった. *Eumeces latiscutatus* のタイプ産地が伊豆半島の下田であり、*E. okadae* より先に命名されたため、伊豆半島と伊豆諸島に分布する種、すなわちオカダトカゲは *E. latiscutatus* となる. 一方、伊豆半島を除く日本列島の種、すなわちニホントカゲの種名として、長崎をタイプ産地とする

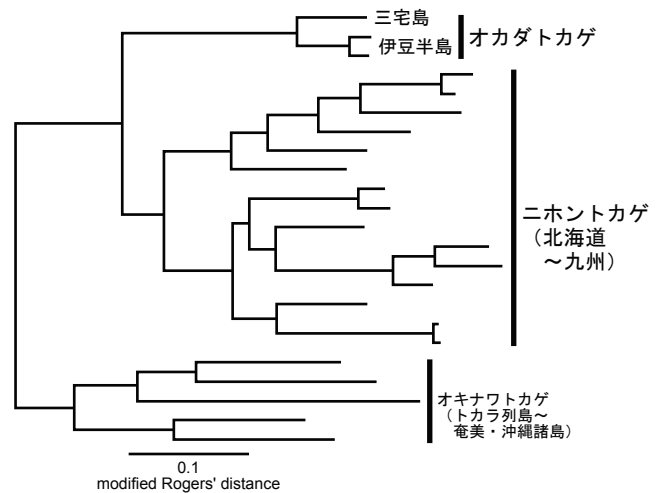


図 2. アロザイムデータから推定された日本列島とその周辺島嶼のトカゲ属の遺伝的関係 (Motokawa and Hikida 2003 より改変).

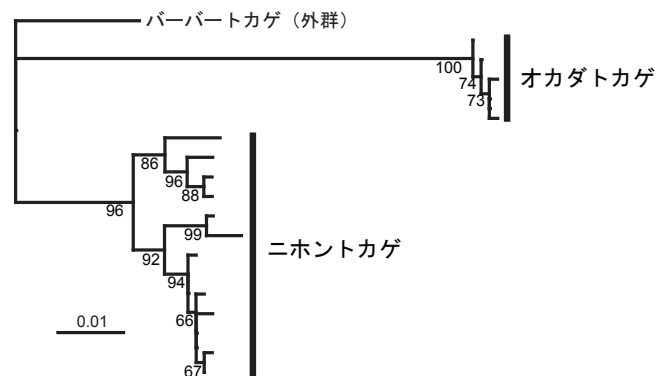


図 3. ミトコンドリア DNA の塩基配列データにみられる、オカダトカゲとニホントカゲの遺伝的分化 (Okamoto et al. 2006 より改変).

E. japonicus を使用することになる (Motokawa and Hikida 2003; 疋田 2006). その後、属の分類が変更されて *Plestiodon* 属に含められ、現在一般的に採用されている分類体系 (伊豆半島と伊豆諸島の集団: オカダトカゲ *P. latiscutatus*; 伊豆半島以外の日本列島と極東ロシア沿岸部の集団: ニホントカゲ *P. japonicus*) となった.

Okamoto et al. (2006) は、伊豆半島周辺におけるニホントカゲとオカダトカゲの分布を詳細に調べた. 伊豆半島のオカダトカゲ個体群の外部形態は、伊豆諸島のオカダトカゲ個体群よりも日本列島の他地域のニホントカゲに似る (Hikida, 1993 による形態形質の解析においてはニホントカゲの一部として扱われている). そのため、形態による両種の識別は困難で、著者らは種間で明瞭に異なるミトコンドリア DNA データ (図 3) を用いて両種を識別した. その結果、両種

は伊豆半島の周辺部で、ごく狭い接触帯を介してほぼ完全に排他的な分布を持つことが明らかになった (図 4A, B). また、予備的な核 DNA データから、両者の交雑は分布境界部のごく狭い交雑帯に限られていることも明らかになりつつある (岡本ほか, 未発表). その分布境界は、酒匂川～富士山～富士川下流であった (図 4B). この分布境界の位置は、伊豆半島と本州主部が地続きになる直前 (更新世中期) に、これらの陸塊を隔てていた海の位置とほぼ一致する (図 4B, C). このことから著者らは、伊豆半島と本州主部が地続きになる前から、当時島嶼 (群) であった伊豆半島に、すでにオカダトカゲの祖先が分布していたと結論づけた. そして、地続きになった際に両種は二次的に接触し、それ以降側所的な分布が種間の生殖隔離によって維持され続けていると考察している.

これらの研究結果から、オカダトカゲは伊豆半島が本州主部と地続きになる前から、現在の伊豆半島～伊豆諸島に分布していたと推定される. 前述のように、伊豆半島のオカダトカゲの体鱗列数や色彩に、伊豆諸島の個体群に見られるような特徴は無く、ニホントカゲと酷似する. したがって、伊豆諸島のオカダトカゲにおける、伊豆諸島北部の個体群ほどニホントカゲに似る傾向の地理的変異は、ニホントカゲとの境界が不明瞭であることを意味するわけではなく、両種が分岐した後にオカダトカゲ種内で多様化した結果と解釈される. すなわち、オカダトカゲはニホントカゲから最

近派生した“側枝”などではなく、伊豆半島～伊豆諸島が現在の形になるより古い時代から、この地域で独自の進化を遂げてきた系統なのである. このように、分子系統を用いた研究により、オカダトカゲの分類学的地位のみならず、その起源に関する考え方が一変した. さらに、これは伊豆諸島の他の生物の起源についても、再考の余地があることを示唆している.

オカダトカゲの分布から見た伊豆諸島陸上生物相の起源論

伊豆諸島の陸上生物相の起源については、これまでに様々な角度から議論されてきた. 野村 (1969) と波部 (1977) は、伊豆諸島の陸上動物の分布情報についてのレビューに基づき、本州から青ヶ島までをつなぐ巨大な半島 (“古伊豆半島”) が存在し、それが順次切り離されて現在の動物相 (の古い要素) が形成されたと考えた. 一方、黒沢 (1990)、大場 (1990)、大野ほか (1990) などは、伊豆諸島の生物相が近縁群の分布などに基づいていくつかの要素に類型化し、それらが別個の起源を持つと考察している. それは、本州 (特に南関東を含む太平洋岸) との共通性に着目し、海流や風などによる日本列島からの機会的分散によって進入したもの、琉球列島やトカラ列島との共通性に着目し、黒潮による亜熱帯域からの長距離分散により進入したもの、日本列島の高山や寒冷地との共通性に着目し、氷期に生じた陸地同士の接近と生物の分布の南下

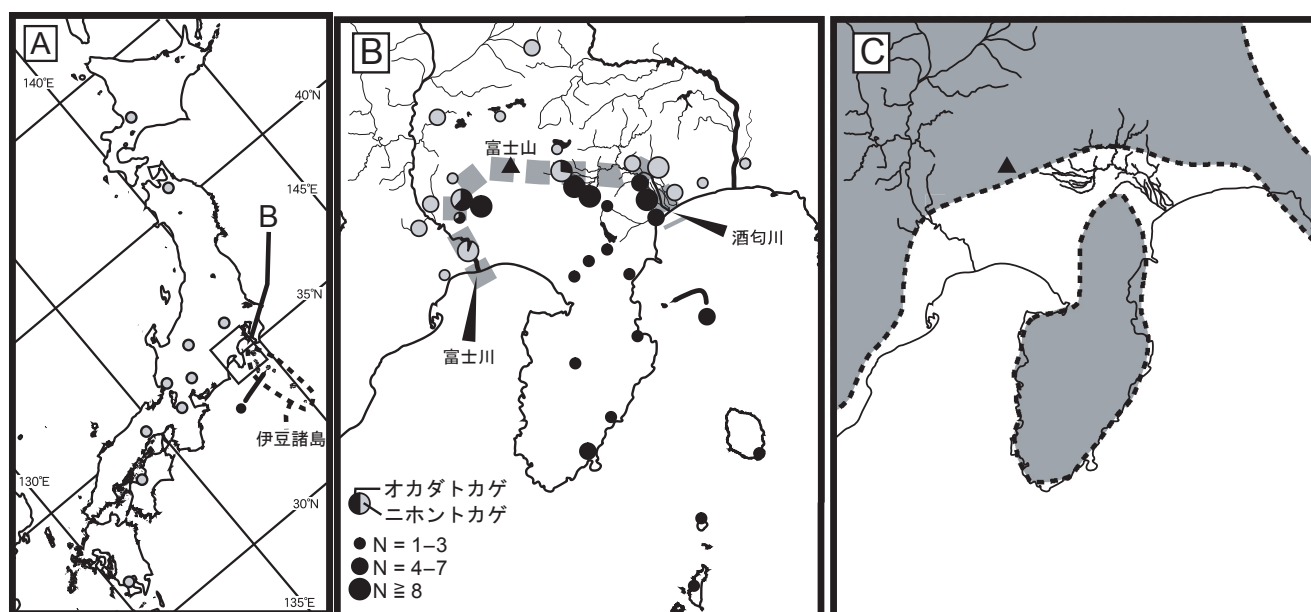


図 4. オカダトカゲとニホントカゲの分布境界と伊豆半島の地史. A: 日本列島全域と伊豆諸島のトカゲ 2 種の分布. B: 伊豆半島周辺におけるトカゲ 2 種の分布境界 (Okamoto et al. 2006 より改変). C: 前期更新世ごろの伊豆半島周辺の水陸分布 (木村 1985 より改変).

によって進入したもの、大陸やトカラ列島のみに近縁と思われるものが分布する遺存的なものなどに類型化されている。これらのうち“古伊豆半島”仮説と古い遺存種仮説を除くものは、起源地と進入ルートに関する言明のみを含み、この地域の地質学的背景を特に問わない。そのため、伊豆半島と伊豆諸島の陸域のほぼ全てがごく最近形成されたとする地質学的な見解（例えば、藤岡ほか, 2004）とも矛盾しない。

しかし、このような仮説のみで、伊豆諸島の全生物の分布を説明するのは困難に思われる。オカダトカゲの研究結果は、伊豆諸島～伊豆半島に広く分布する古い固有要素が存在すること、そのような古い要素の形成に関して、伊豆半島周辺の地史が関与したことを示唆している。これは、“古伊豆半島”ないしそれに準ずるような、現在の伊豆諸島南部までカバーするような大きな陸塊を想定する考えになじむ。波部(1977)は、陸産貝類の分布のレビューに基づいて、伊豆諸島と伊豆半島の類似性を指摘している。また、個別の分類群ごとの研究でも、伊豆諸島と伊豆半島（ないし周辺の南関東地域）の生物地理学的関連性、もしくは本州内における伊豆半島付近の異質性を示唆するものがある（例えば、伊谷 2000；今坂 1996；奥島 1996；奥島ほか 2001；Hayashi and Chiba 2000, 2004；Shimizu and Ueshima 2001；Watanabe and Chiba 2001）。このうちのいくつかは、生物地理パターンと伊豆半島の地史を関連付けた解釈を採用している。これらすべて

がオカダトカゲと同様とは限らないが、伊豆半島－伊豆諸島の古い固有要素に含まれる可能性がある。また、かつてのオカダトカゲのように、伊豆諸島の個体群が本州に分布するものの“側枝”とみなされているものについても、検証の余地は残されていると思われる。

それでは、オカダトカゲはいつどのようにして他種から分岐したのか。ニホントカゲ種群におけるオカダトカゲの系統的位置や分岐年代は、現時点では判然としない。アロザイムデータの解析（Kato et al. 1994；Motokawa and Hikida 2003）によれば、オカダトカゲはニホントカゲの姉妹群と推定される（図 2, 5）。しかし、ミトコンドリア DNA の塩基配列に基づく系統推定（Okamoto and Hikida 2009）では、オカダトカゲとニホントカゲは姉妹群とは推定されない。一方で筆者らの予備的な核 DNA データ（岡本ほか, 未発表）は、これら 2 種が姉妹群であることを示唆しており、オカダトカゲの系統的位置や分岐年代を論じるには、核ゲノム由来の分子データの蓄積が必要と思われる。よって、ここでは既知の情報から分岐時期を推定する。

上で述べたように、本州主部が地続きになる前の伊豆半島に、オカダトカゲの祖先はすでに分布していたと考えられている（Okamoto et al. 2006）。伊豆半島と本州主部が最終的に地続きになったのは、約 50～80 万年前と考えられており（平 1990；Kitazato 1997；池谷・北里 2004）、オカダトカゲはこれよりも古い起源をもつはずである。また、Hikida and Motokawa (1999) は、琉球列島の地史と関連付けて、ニホントカゲ種群の分化を鮮新世～更新世と推定している。したがって、オカダトカゲの起源は鮮新世～前期更新世ごろと考えられる。この時期は、伊豆半島と同様に伊豆島弧の島嶼であった丹沢山塊が、本州に衝突した時期と前後する。オカダトカゲの隔離がこのような地史に関連しているとすれば、他の生物も同様な影響を受けた可能性がある。この考えの妥当性は、オカダトカゲ島嶼集団間の遺伝的変異パターンや、伊豆諸島～伊豆半島の他の生物の分布や地理的変異の研究に基づいて、今後検証してゆくべきものである。

謝辞

本稿の発表の機会をくださった可知直毅博士・林文男博士に感謝申し上げます。以上で紹介した研究は、本川順子氏・戸田 守博士との共同研究として行わ

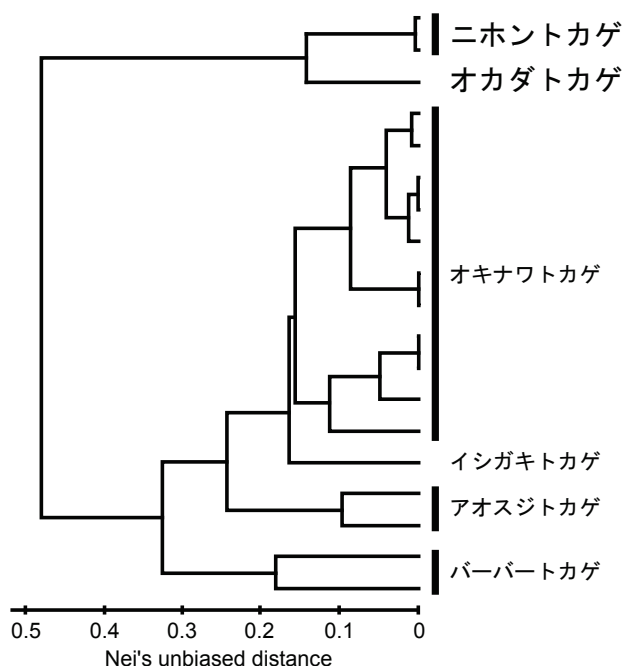


図 5. アロザイムデータから推定されたニホントカゲ種群の系統関係（Kato et al. 1994 より改変）。

れた。また、いくつかの関連文献をご教示くださった堀道雄博士に感謝申し上げる。ここで紹介された研究の一部は、文部省科学研究費補助金（課題番号：C-10836010，研究代表者：疋田 努），京都大学 21 世紀 COE（A-14）およびグローバル COE（A-06）の資金的補助を受けて行われた。

引用文献

- 藤岡換太郎・有馬 眞・平田大二 編著 (2004) 伊豆・小笠原弧の衝突 - 海から生まれた神奈川。有隣新書，横浜。
- 波部 忠重 (1977) 伊豆諸島の陸産貝類相とその生物地理学的意義。国立科博専報 10：77-82, pl. 10, 11.
- Hasegawa M (2003a) Intraspecific variation in sexual dimorphism and mating system in relation to interisland differences in predation pressure. Fox SF, McCoy JK, Baird TA (eds.) Lizard Social Behavior. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London. pp. 172-189.
- Hasegawa M (2003b) Ecological diversification of insular terrestrial reptiles: a review of the studies on the lizard and snakes of the Izu Islands. Global Environmental Research 7：59-67.
- 原 幸治 (1976) オカダトカゲの分布域。爬虫両棲類学雑誌 6：95-98.
- Hayashi M, Chiba S (2000) Intraspecific diversity of mitochondrial DNA in the land snail *Euhadra peliomphala* (Bradybaenidae). Biological Journal of the Linnean Society 70：391-401.
- Hayashi M, Chiba S (2004) Enhanced colour polymorphisms in island populations of the land snail *Euhadra peliomphala*. Biological Journal of the Linnean Society 81：417-425.
- Hikida T (1981) Reproduction of the Japanese skink (*Eumeces latiscutatus*) in Kyoto. Zoological Magazine 90：85-92.
- Hikida T (1993) Phylogenetic relationships of the skinks of the genus *Eumeces* (Scincidae：Reptilia) from East Asia. Japanese Journal of Herpetology 15：1-21.
- 疋田 努 (1979) オカダトカゲ。千石正一（編）原色／両生爬虫類。家の光協会，東京，pp. 40.
- 疋田 努 (1996) トカゲ科。千石正一・疋田 努・松井正文・中谷一宏（編）日本動物大百科 5 両生類・爬虫類・軟骨魚類。平凡社，東京。pp. 80-82.
- 疋田 努 (2006) トカゲ属の学名変更～*Eumeces* から *Plestiodon* へ～。爬虫両棲類学会報 2006：139-145.
- Hikida T, Motokawa J (1999) Phylogeographical relationships of the skinks of the genus *Eumeces* (Reptilia：Scincidae) in East Asia. Ota H (ed.) Tropical Island Herpetofauna：Origin, Current Diversity, and Conservation. Elsevier Science B. V., Amsterdam. pp. 231-247.
- 池谷仙之・北里 洋 (2004) 地球生物学，地球と生命の進化。東京大学出版会，東京。
- 今坂正一 (1996) ジョウカイボンから日本列島が観える。環境科学ニュース 1996 (1)：5-7.
- 伊谷 結 (2000) 分子系統解析に基づく日本産フナムシ類（等脚目；甲殻亜門）の系統生物地理。月刊海洋 32 (4)：246-251.
- Kato J, Ota H, Hikida T (1994) Biochemical systematics of the *latiscutatus* species-group of the genus *Eumeces* (Scincidae：Reptilia) from East Asian islands. Biochemical Systematics and Ecology 22：491-500.
- 木村敏雄 (1985) 日本列島：その形成に至るまで [Ⅲ・下]。古今書院，東京。
- Kitazato H (1997) Paleogeographic changes in central Honshu, Japan, during the late Cenozoic in relation to the collision of the Izu-Ogasawara Arc with the Honshu Arc. The Island Arc 6：144-157.
- 栗山武夫・宮路和幸・杉本雅純・森本 元・長谷川雅美 (2009) オカダトカゲの色彩パターンの地理的変異を生み出す色素細胞。爬虫両棲類学会報 2009：169-174.
- 黒沢良彦 (1990) 伊豆諸島の昆虫相。日本の生物 4 (2)：23-28.
- Motokawa J, Hikida T (2003) Genetic variation and differentiation in the Japanese five-lined skink, *Eumeces latiscutatus* (Reptile：Squamata). Zoological Science 20：97-106.
- Motokawa J, Toyama M, Hikida T (2001) Genetic relationships of a morphologically unique population of the genus *Eumeces* (Scincidae：Squamata) from Iotorishima Island, Ryukyu Archipelago, as revealed by allozyme data.

- Current Herpetology 20 : 69-76.
- 中村健児・上野俊一 (1963) 原色日本両生爬虫類図鑑. 保育社, 大阪.
- 野村 鎮 (1969) 伊豆諸島産コガネムシ主科の動物地理学的研究. 昆虫学評論 21 : 71-94, pl. 8.
- 大場達之 (1990) 伊豆諸島のフロラと植性. 日本の生物 4 (1) : 18-25.
- 大野正男・樋口広芳・黒沢良彦・大場達之 (1990) 伊豆諸島の生物はどこから来たか. 日本の生物 4 (2) : 36-48.
- Okamoto T, Hikida T (2009) Three genetic lineages of the Japanese skink *Plestiodon japonicus* (Scincidae, Squamata) and the genetic composition of their contact zones. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 47 : 181-188.
- Okamoto T, Motokawa J, Toda M, Hikida T (2006) Parapatric distribution of the lizards *Plestiodon* (formerly *Eumeces*) *latiscutatus* and *P. japonicus* (Reptilia : Scincidae) around the Izu Peninsula, central Japan, and its biogeographic implications. Zoological Science 23 : 419-425.
- 奥島雄一 (1996) セボシジョウカイとオカベセボシジョウカイ (コウチュウ目, ジョウカイボン科) の分布と色彩変異. 倉敷市立自然史博物館研究報告 25 : 1-13.
- 奥島雄一・佐藤正孝・石田勝義 (2001) ジョウカイボンとその近縁種の分類学的再検討. 東海甲虫誌, 穂積俊文博士記念論文集, pp. 305-325.
- Richmond JQ (2006) Evolutionary basis of parallelism in North American scincid lizards. Evolution & Development. 8 : 477-490.
- Shimizu Y, Ueshima R (2001) Historical biogeography and interspecific mtDNA introgression in *Euhadra peliomphala* (the Japanese land snail). Heredity 85 : 84-96.
- Smith HM (2005) *Plestiodon* : a replacement name for most members of the genus *Eumeces* in North America. Journal of Kansas Herpetology 14 : 15-16.
- Stejneger L (1907) Herpetology of Japan and adjacent territory. Bulletin of the United States National Museum 58 : I-xx+1-577.
- 平 朝彦 (1990) 日本列島の誕生. 岩波書店, 東京.
- Taylor E (1936) [1935] A taxonomic study of the cosmopolitan sincoïd lizards of the genus *Eumeces* with an account of the distribution and relationships of its species. Kansas University Science Bulletin 23 : 1-643.
- Watanabe Y, Chiba S (2001) High within-population mitochondrial DNA variation due to microvicariance and population mixing in the land snail *Euhadra quaesti* (Pulmonata : Bradybaenidae). Molecular Ecology 10 : 2635-2645.

伊豆半島周辺におけるカワトンボ属 2 種の交雑由来集団

林 文男^{1*}・荻部治紀²

¹192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京理工学研究科生命科学専攻
(*E-mail: fhayashi@tmu.ac.jp)

²250-0031 神奈川県小田原市入生田 499 神奈川県立生命の星・地球博物館

はじめに

日本にはカワトンボ属 (*Mnais*) のトンボが 2 種生息する。1 種はニホンカワトンボ *M. costalis* Selys, 1869, もう 1 種はアサヒナカワトンボ *M. pruinosa* Selys, 1853 である。日本におけるこの属の分類学的取り扱いについては諸説があったが, Hayashi et al. (2004a) によって, 主に核 DNA の ITS1 領域の塩基配列の解析から 2 種に区別された。それに基づき, これら 2 種の学名と和名が整理され, 上記の種名が使われるようになった (Hämäläinen and Tol 2004, 2005; 日本蜻蛉学会和名検討委員会 2008)。この 2 種説に基づいて, 林 (2006), 林ら (2004c, 2005a), Hayashi et al. (2005b), および二橋・林 (2004) は, 両種の分布や生態に関するこれまでの知見を整理した。ニホンカワトンボは千島列島, 北海道, 本州 (隠岐島後を含む), 四国, 九州に広く分布するが, 近畿地方南部や四国地方南部などは分布の空白地帯となっている。アサヒナカワトンボは本州中部以西 (淡路島を含む), 四国, 九州 (五島列島, 天草諸島, 甌島列島を含む) に分布する。本州中部以西では広範囲で 2 種が混生する。幼虫 (ヤゴ) は溪流や小川の川底に生息し, 成虫は羽化後も川沿いから遠く離れることなく繁殖する。カワトンボ属が生息する水場は必ずしも地理的に連続して分布することはなく, また, 成虫の移動分散能力が低いので, 遺伝的に異なる地域集団が形成されやすい。しかし, 過去に 2 種間で浸透的交雑が進み, 現在では, これらの共存地域でミトコンドリア DNA のハプロタイプの多くが種間で共有されていることが明らかとなっている。つまり, 核 DNA では 2 種を区別できるが, ミトコンドリア DNA では 2 種を区別することができない。現在でも, 地域によっては, 非常に稀ではあるが, 種間交雑によって生まれたと考えられる雑種個体が見いだされている。

伊豆半島周辺にみられる特異な集団

日本中から得られた多くの標本に対して, 核 DNA である ITS1 領域の塩基を調べる過程で, 静岡県伊豆半島から神奈川県および山梨県南東部にかけて, この地域に固有の塩基配列タイプをもつ個体群 (伊豆個

群) が見いだされた (Hayashi et al. 2004a)。調査した ITS1 領域 223 塩基のうち 132 番目と 156 番目に変異があり, そこが TA となっているものがニホンカワトンボ, CA となっているものがアサヒナカワトンボ, TG となっているものが伊豆個体群であった。この特異な個体群については, その後詳細な分布調査と形態比較を行い (荻部ら, 投稿中), 伊豆半島から山梨県東部を超えて東京都西部にまで分布していることが明らかとなった (図 1)。富士山には山麓部を除いて水系がないため, カワトンボ属の分布の空白地が形成されている。その富士山の東部を迂回するように分布域が北へ伸び, 最北端は多摩川水系の上流部に達している。このように複雑な分布パターンを示すが, ニホンカワトンボ, アサヒナカワトンボの 2 種とは側所的に分布域を形成している。また, 興味深いことに, 埼玉, 東京, 神奈川, 静岡, 山梨付近では, ニホンカワトンボとアサヒナカワトンボもそれぞれ側所的分布を示す。

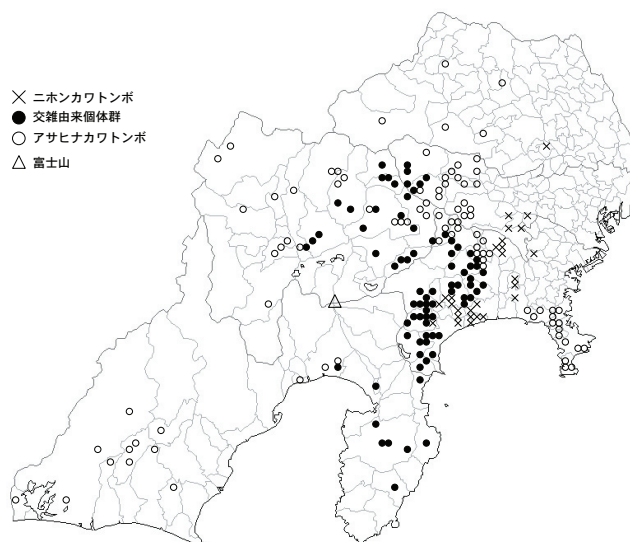


図 1. 埼玉県, 東京都, 神奈川県, 静岡県, 山梨県における, ニホンカワトンボ *Mnais costalis*, アサヒナカワトンボ *M. pruinosa*, および両種の交雑由来集団と考えられる伊豆個体群の分布。富士山には山麓部を除いて安定した水系がないため, 分布の空白地がある。また, 神奈川県, 東京都, 埼玉県東部の都市部には, 現在ではカワトンボ属は生息していない。荻部ら (投稿中) より描く。

成虫の外部形態に関して、ニホンカワトンボとアサヒナカワトンボとの顕著な違いは、オスの前翅長／頭幅比と縁紋長／縁紋幅比である (Hayashi et al. 2004a). 埼玉, 東京, 神奈川, 静岡, 山梨の 1 都 4 県で採集したニホンカワトンボ 36 オス, 伊豆個体群 154 オス, アサヒナカワトンボ 213 オスに関して, この順で, 前翅長／頭幅比は 6.14 (SD=0.18), 5.99 (0.20), 5.96 (0.18) と小さくなり, 縁紋長／縁紋幅比も 2.08 (SD=0.36), 1.86 (0.22), 1.75 (0.25) とやはり小さくなった (荏部ら 投稿中). つまり, 伊豆個体群はニホンカワトンボとアサヒナカワトンボの中間的形態をもつ. さらに幼虫 (ヤゴ) の形態に関しても, 側尾鰓の形態に顕著な違いがみられ, ニホンカワトンボでは先端部が三角形状にくびれるのに対し, アサヒナカワトンボでは先端が小さく尖るのみである (図 2). 一方, 伊豆個体群では, これら 2 種の中間的形態を示し, かつ変異幅も大きい (林ら 2004b).

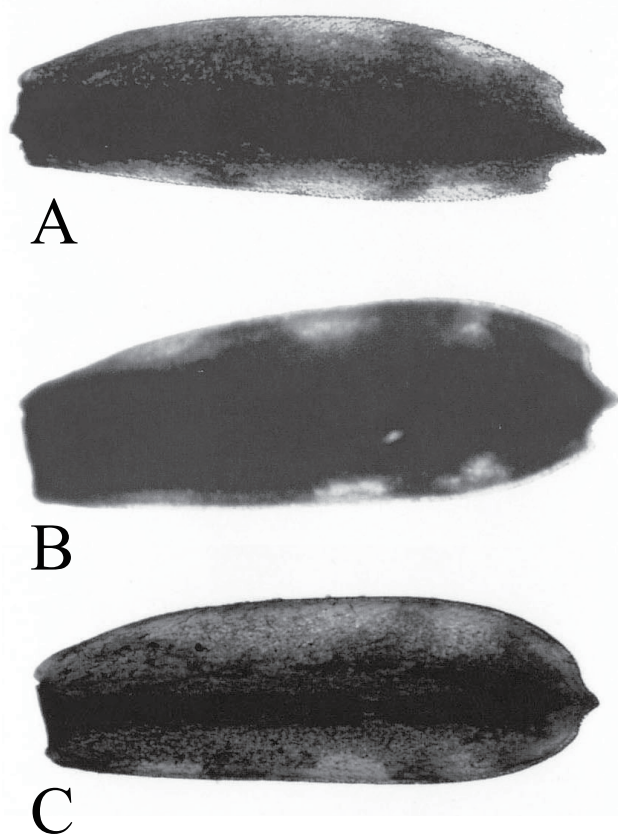


図 2. カワトンボ属 *Mnais* の幼虫 (ヤゴ) の側尾鰓の形態 (側面図). A: ニホンカワトンボ *M. costalis*. B: 交雑由来集団と考えられる伊豆個体群. C: アサヒナカワトンボ *M. pruinosa*.

hybrid swarm としての伊豆個体群

カワトンボ属の伊豆個体群は, この地域に隣接するニホンカワトンボとアサヒナカワトンボの中間的形態を有し, ITS1 の塩基配列も固有のものになっている. この個体群はどのようにして形成されたのだろうか.

伊豆個体群の示す上記の傾向は, hybrid swarm と呼ばれる集団の特徴に良く一致する. hybrid swarm は, 2 種の交雑によって生まれた個体が生き残り, 主にそれらの間で交配が繰り返されてできあがった集団である. 形態的にそれぞれの種の中間的特徴を有し, 一般的に変異が大きい. 雑種個体に妊性があり, かつ戻し交配が避けられるような環境に長期的に置かれると, 元の種とは独自の進化をとげることになると考えられる. もともと植物学の分野では hybrid swarm の研究が進んでいたが (例えば Turner and Alston 1959; Keim et al. 1989), 昆虫類でも同様の報告が増加している (例えば Mercader et al. 2009). 伊豆集団は, そのような履歴をもつ hybrid swarm ではないかと考えられる. ニホンカワトンボとアサヒナカワトンボは種間交雑が起きるような近縁種である. 平野部に分布の中心をもつニホンカワトンボは神奈川県西南部にまで到達し, それに接するようにやや山地性のアサヒナカワトンボが生息する. そこでは, おそらく過去に交雑が起こり, 交雑由来の個体からなる集団が伊豆半島に隔離されるように形成されたのではないだろうか. 伊豆半島はかつて少し沖合の島として存在し, その後半島が形成されたと考えられている (平 1990; Kitazato 1997). 地史的にそこに隔離分布することによって新規遺伝集団が形成され, 半島化とともに分布域が北部に拡大したのではないだろうか. そう考えると, 固有の ITS1 型をもち, かつ形態的に 2 種の中間的な特徴を有するこの伊豆個体群がこの地域に存在することが理解しやすい. 現在の伊豆諸島にはカワトンボ属は分布していない. 大島, 利島, 新島, 式根島, 神津島, 三宅島では本属のトンボが棲めるような安定した川が存在しない. しかし, 伊豆半島には大きな山塊があり常に水系がよく発達していたと考えられる.

現在では, この地域において, 親種と hybrid swarm のそれぞれが側所的に分布するが, この境界線が維持されているしくみについては不明のままである. この考えをさらに確かめるために, どれくらい 3 者の間で交雑が起こりうるか, 交雑によって生まれた個体の妊性は低いかなどの調査が今後必要である.

謝辞

原稿を読んで貴重なコメントをいただいた上村佳孝氏に感謝の意を表したい。

引用文献

二橋 亮・林 文男 (2004) 房総半島 (千葉県) におけるオオカワトンボとカワトンボの分布様式. Tombo 47 : 41-46.

Hämäläinen M, van Tol J (2004) Note on the nomenclature of the Japanese *Mnais* species. Tombo 47 : 12.

Hämäläinen M, van Tol J (2005) *Mnais strigata* versus *M. pruinosa*, a reborn nomenclatoric question (Zygoptera : Calopterygidae). Notulae Odonatologicae 6 : 66.

林 文男 (2006) 核 DNA とミトコンドリア DNA で異なるトンボ類の分子系統樹 : 近縁種との交雑が集団遺伝構造に及ぼす影響. 生物科学 57 : 203-210.

Hayashi F, Dobata S, Futahashi R (2004a) Macro- and microscale distribution patterns of two closely related Japanese *Mnais* species inferred from nuclear ribosomal DNA, ITS sequences and morphology (Zygoptera : Calopterygidae). Odonatologica 33 : 399-412.

林 文男・土畑重人・二橋 亮 (2004b) 核 DNA (ITS1) の塩基配列によって区別される日本産カワトンボ属の幼虫の形態. Tombo 47 : 13-24.

林 文男・土畑重人・二橋 亮 (2004c) 日本産カワトンボ属の分類, 生態的諸問題への新しいアプローチ (1) 総論. Aeschna 41 : 1-14.

林 文男・土畑重人・二橋 亮 (2005a) 日本産カワトンボ属の分類, 生態的諸問題への新しいアプローチ (2) 資料. Aeschna 42 : 1-18.

Hayashi F, Dobata S, Futahashi R (2005b) Disturbed population genetics : suspected introgressive hybridization between two *Mnais* damselfly species (Odonata). Zoological Science 22 : 869-881.

荻部治紀・守屋博文・林 文男 (投稿中) 神奈川県を中心としたカワトンボ属の分布.

Keim P, Paige KN, Whitham TG, Lark KG (1989) Genetic analysis of an interspecific hybrid swarm of *Populus* : occurrence of unidirectional introgression. Genetics 123 : 557-565.

Kitazato H (1997) Paleogeographic changes in central Honshu, Japan, during the late Cenozoic in relation to the collision of the Izu-Ogasawara Arc with the Honshu Arc. Island Arc 6 : 144-157.

Mercader RJ, Aardema ML, Scriber JM (2009) Hybridization leads to host use divergence in a polyphagous butterfly sibling species pair. Oecologia 158 : 651-662.

日本蜻蛉学会和名検討委員会 (2007) 日本蜻蛉学会和名検討委員会の報告. Tombo 49 : 46-47.

平 朝彦 (1990) 日本列島の誕生. 岩波書店, 東京.

Turner BL, Alston R (1959) Segregation and recombination of chemical constituents in a hybrid swarm of *Baptisia laevicaulis* × *B. viridis* and their taxonomic implications. American Journal of Botany 46 : 678-686.

コメント：鳥類系統地理から見た伊豆諸島のおもしろさと

島の生物進化学のこれから

西海 功

169-0073 東京都新宿区百人町 3-23-1 国立科学博物館動物研究部 (E-mail: nishiumi@kahaku.go.jp)

陸鳥類の分子系統地理を専門とする立場から今特集にコメントをさせていただく。陸鳥類における島の集団の成り立ちもこの特集で取り上げられた動物たちと同じく地史による影響を受けるのはもちろんであるが、その影響は直接的ではなく、比較的弱いものといえる。それは鳥類には飛翔力があり分散力が大きいからであり、本特集でも栗山さん他がご指摘の通り、本土との遺伝的交流が頻繁に起こるからである。林さん・千葉さんがカタツムリは移動能力が乏しいがゆえに「太古の衝突の余波が伊豆半島において未だに観察できる」ことをシモダマイマイで示されているのとは全く対照的な生き物が鳥である。そんな動物群を研究対象としてただけに、分散力の弱い生物が地史に大きな影響を受け、それを研究することが地史を解明することに繋がるのを一方で羨ましく思いながらも、他方で地史に影響を受けすぎるとは種ごとの特異性が少ない、比較的パターン化された集団構造がわかるだけで、ある程度の種が調べられれば、次第に他の生物については調べる意義が低下していくのではないかと危惧していた。しかし今回の特集論文を拝見して、鳥類と比較すれば分散力の低い動物群でも決して十把一絡げにとらえることはできず、種ごとに極めて多様な集団の歴史と集団構造をとることを認識させられた。今後この地域に分布するさらに多くの種において分子系統地理学的研究がおこなわれ、さらに植物や鳥類、蜘蛛類などより分散力の強い生物を含めて研究が進展することで、伊豆諸島の生物群集の成立の歴史がさらに具体的に解明されることを期待したい。

私から見てこの特集が特にユニークに感じた点は伊豆半島にも注目していることである。鳥類ではそのような観点に乏しいが、それはやはり分散力が高く、伊豆諸島の衝突の痕跡が鳥類では認めづらいことが最大の要因と思われる。鳥類では長谷川さんが述べておられるような「いったん島で固有化した種と本州から進出してきた種が混じり合って形成された」といえるような鳥類群集が伊豆半島で見られるわけではない。た

だ、伊豆諸島の衝突と関係するかも知れない現象として、かつて「富士山麓でのマミチャジナイの繁殖」とされていたことが挙げられる。マミチャジナイはシロハラ上種の一つでシベリア東部で繁殖し、台湾や中国南部からインドシナ半島などで越冬するが、富士山麓でも繁殖していると考えられていた（日本鳥学会 1958）。シロハラ上種のこの地域周辺での分布は、伊豆諸島にアカコッコが分布し、本州にはアカハラが分布しているので、富士山麓でのマミチャジナイの繁殖は奇妙であった。森岡（1982）が詳細に検討した結果、白い眉斑があるアカハラの雌をマミチャジナイと誤同定していたことが判明した。また、他の地域にもアカハラで眉斑がある雌はいるが、富士山麓の雌は眉斑がある個体が多いことを示した。眉斑は伊豆諸島のアカコッコにはないので、富士山麓の集団が伊豆諸島の集団由来である可能性に直接的に結びつくわけではないが、富士山麓のアカハラ集団が他の本州の集団と比較して若干の特異性が示唆されていることは、この地域のシロハラ上種の分子系統地理が極めて興味深いことを示すものといえる。

栗山さん他は、シマヘビにおける島への侵入回数と由来について検討され、伊豆大島では東日本から複数回の侵入があった可能性を示唆された。この結果から、大島のヤマガラ亜種が本州と一致し、他の伊豆諸島とは異なることを想起した。大島は伊豆諸島の中で最も本州から侵入しやすい島であるのかもしれない。大島はアカコッコの生息など伊豆諸島と共通する特徴ももちながら、同時にヤマガラのように本州との一致を見せる集団もある。「いったん島で固有化した種と本州から進出してきた種が混じり合って形成された」群集が鳥類で見られるのは大島といえるのかも知れない。また、武智さん・林さんはアカネズミで神津島の集団が最近になって移入したことを述べられているが、鳥類でも神津島のヤマガラは形態の個体変異が大きいことが知られているので（Yamaguchi 2005）、最近になって伊豆半島や三宅島などから移入があり元々

いた集団との交雑が進んでいる可能性もあり、遺伝的な調査が待たれている。

陸鳥類は分散力が高いと一纏めにして述べたが、やはりその程度は種によって大きく異なる。おそらくはそのために、伊豆諸島で種分化したイイジマムシクイやアカコッコのような伊豆諸島固有種もいれば、ミヤケコゲラやシチトウメジロやオーストンヤマガラのような固有亜種もあり、ヒヨドリやイソヒヨドリやシジュウカラのような本州と同じ亜種が分布する種もあるのだと解釈されてきた。つまり次のような関係が想定されてきた。伊豆諸島固有種は、分散力が低い種が島の形成後、比較的早くにたまたま伊豆諸島に渡り、長期に隔離されて別種へと分化した。固有亜種は、分散力が中程度の種が中程度の遺伝的交流を本州の集団と続けたため種分化せず、亜種レベルでの分化を遂げた。本州と同じ亜種が分布する種は、分散力が高い種で、常に本州の集団との遺伝的交流があり形態的分化も起こしていないか、分散力が低い種であってもごく最近になって伊豆諸島に分散した。

これらの鳥類の遺伝的分化の程度を mtDNA の遺伝子領域 (coding region) で調べてみると、伊豆諸島集団と本州集団との遺伝的な分化の程度はあまり形態的分化との関係性は高くなさそうで、イイジマムシクイは最近縁種のセンダイムシクイと 8% 程もの違い (400 万年前の分岐に相当) があるが、アカコッコはアカハラと 0.3% 程しか違いがなく、メジロやヤマガラ、ヒヨドリ、シジュウカラなどもほとんど違いがないことが少数のサンプルの分析結果から示唆されている。伊豆諸島の鳥における本州集団からの形態分化は、分岐からの時間に関係しているのではなく、選択圧の大きさにより大きく影響を受けているのではないかと推測される。あるいは親集団である本州集団との関係が、種によってより複雑である可能性もある。つまり、形態的な分化が最も早く進むのは、孤立集団が親集団から完全に隔離された場合ではなく、ごくわずかな遺伝子流動を維持することで多様な遺伝的多型が親集団から徐々に供給され、強い選択圧を受ける小集団の中で淘汰を経る場合であることが理論的に示唆されており (Garant et al. 2007), そのようなことが伊豆諸島の鳥で起こっている可能性もある。そのような集団の歴史を遺伝的に示すには多数のサンプルの分析が求められ、それは今後の課題となっている。

岡本さん・疋田さんのオカダトカゲの研究では、オ

カダトカゲがニホントカゲから派生した“側枝”にすぎないとの見方を覆し、伊豆半島の集団が形態的には本州他地域のニホントカゲに似ているが、遺伝的には完全に伊豆諸島のオカダトカゲ由来であることを示した。興味深いことに鳥類でもこれにいくらかの類似点をもつ研究が現在進められている。伊豆諸島のヤマガラは、大島には本州と同じ亜種ヤマガラが分布し、三宅島以南には大型で頬の斑が茶色い亜種オーストンヤマガラが分布しており、その間の新島や神津島などには、両亜種の間形態を示す亜種ナミエヤマガラが分布している。このナミエヤマガラは形態からも分布地域からも亜種ヤマガラとオーストンヤマガラの間にあるので、両亜種の遷移的中間の集団か、または両亜種の交雑による集団であろうと思われる。mtDNA ではほとんど 3 亜種間に地域変異がないため、マイクロサテライト DNA の分析をおこなっているが、ナミエヤマガラは中間ではなく、オーストンヤマガラにより近いことが示唆されている (藤田ほか 2007)。林さん・荻部さんは伊豆半島のカワトンボがニホンカワトンボとアサヒナカワトンボの hybrid swarm であることを示唆したが、hybrid swarm の可能性が考えられてきた伊豆諸島のヤマガラでは実はそうでなかったことがわかってきている。

鳥類に特殊な事柄と思われるが、伊豆諸島の鳥類集団について考える時、関係を無視できない地域があるので指摘しておきたい。先にイイジマムシクイとアカコッコは伊豆諸島固有種と述べたが、厳密には違っており、南西諸島北部のトカラ列島でも繁殖していることが知られている。またコマドリの亜種タネコマドリも伊豆諸島と併せて南西諸島北部の種子島と屋久島にも分布する。かつてはウグイス *Cettia diphone* も伊豆諸島と種子島の集団を本土の亜種 *C. d. cantans* から分けてともに亜種 *C. d. ijimae* とされていた (日本鳥学会 1942)。このように形態を主とした分類では、伊豆諸島と南西諸島北部は多くの陸鳥類について共通性が認められ、両地域の鳥類集団の関係は 2 つの見方があった。Kawaji et al. (1989) はトカラでのアカコッコの繁殖発見についての論文でアカコッコが遺存種である可能性を示唆した。森岡 (1990) はアカコッコは伊豆諸島でアカハラから種分化し、その後、伊豆諸島からトカラ列島に分散したと考えた。両地域の関係について未発表ではあるが遺伝的な研究結果が徐々に始めている。渡りをするイイジマムシクイでも伊豆諸

島の集団とトカラ列島の集団は遺伝的には大きく異なることがわかってきている (齋藤武馬ほか私信)。そのため留鳥であるコマドリについてもおそらくこの 2 地域の集団は大きく異なるだろうことが予測される。ただし、アカコッコについては、シロハラ上種自体がそれほど遺伝的に分化していないので、伊豆諸島集団とトカラ集団が大きく分化していることはなさそうである。伊豆諸島の陸鳥集団が遺存集団であるかどうかは、分子系統地理学的手法で解明するべき興味深い課題である。

この特集で最も印象的だったのは、論文を寄稿された皆さんが遺伝的系統だけでなく形態の変異との関係を非常に重視されている点で、日本の分子系統地理研究のレベルの高さを感じた。次のステップとして、遺伝的分析をより詳細にしていくことはもちろんであるが、さらに他の生物との関わりを解明していくことで、島の生物進化学はさらなる飛躍を遂げるものと感じる。林さん・千葉さんがシモダマイマイの種内変異の研究で、新島の林床の集団が最も大きな集団内色彩変異を示す理由として、捕食者が頻度依存的にマイマイを捕食している可能性などを指摘されているが、イソヒヨドリや越冬中のアカハラなど林床採餌の捕食性鳥類の分布や採餌行動が重要な鍵になりそうである。近年はほとんどいないが数十年前までは普通に繁殖していたと思われるアカコッコの影響も大きいかもしれない。逆に島での鳥類集団の進化にとっても、餌生物集団の成り立ちの歴史は重要な鍵になる。伊豆諸島の生物相の成立を考え、またそれらの進化を考える時、生態学的に関わりの深い生物がいつ島に侵入し、どのような相互関係を作って、どのような選択圧を受けてきたのかを知る必要がある。

最後に指摘しておきたいのは長谷川さんが述べられた「島は行き止まりではない」という視点の重要性である。私も西海 (2009) において日本における陸鳥の進化と種分化は日本列島での鳥類の種多様性増大に寄与してきただけでなく、朝鮮半島などを通じて大陸に戻ることで大陸の種多様性増大にも貢献してきた可能性を指摘した。島の生物進化学は、ガラパゴス諸島や

ハワイ諸島など海洋島での研究がこれまでの中心であり、そこでの種分化が大陸に影響を与えることはなかった。対して、日本列島での生物進化学は大陸に影響を与える点で今後より重要になり、世界的にも注目されるようになることを期待できる。私達はガラパゴスのダーウィンフィンチを越えるような重要な研究ができる、世界的にも非常に興味深い地域に住んでいることを十分意識して、この恵まれた地理的優位性を生かしてこれからの研究に取り組むのがよいと思う。

引用文献

- 藤田 薫・西海 功・樋口広芳 (2007) 伊豆諸島および周辺本土に生息するヤマガラ 3 亜種の遺伝的集団構造. 日本鳥学会 2007 年度大会講演要旨集, p. 32.
- Garant, D., S. E. Forde and A. P. Hendry (2007) The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology*, 21 : 434-443.
- Kawaji, N., H. Higuchi and H. Hori (1989) A new breeding record of the Izu Island Thrush *Turdus celaenops* from the Tokara Islands, southwest Japan. *Bull. Br. Ornithol. Club*, 109 : 93-95.
- Morioka, H. (1982) Status of brown thrush *Turdus chrysolaus* of Japan, with special reference to the population in the Fuji area. *Mem. Natn. Sci. Mus., Tokyo*, (15) : 213-220.
- 森岡弘之 (1990) トカラ列島の繁殖鳥類とその起源. 国立科博専報, (23) : 151-166.
- 日本鳥学会 (1942) 日本鳥類目録. 改訂第 3 版. 日本鳥学会, 東京.
- 日本鳥学会 (1958) 日本鳥類目録. 改訂第 4 版. 日本鳥学会, 東京.
- 西海 功 (2009) 陸鳥類の集団構造と由来. pp. 17-38. 樋口広芳・黒澤玲子 (編), 鳥の自然史, 空間分布をめぐって. 北海道大学出版会, 札幌.
- Yamaguchi, N. (2005) Cheek-patch coloration varies greatly within a subspecies of the Varied Tit *Parus varius*. *Ibis*, 147 : 836-840.

コメントにかえて：伊豆諸島のクワガタムシ相の特徴とその起源， 他の分類群との比較

荒谷邦雄

819-0395 福岡県福岡市西区元岡 744 番地 九州大学大学院比較社会文化研究院

(E-mail: arayarcb@mbox.nc.kyushu-u.ac.jp)

はじめに

伊豆諸島の昆虫相は琉球列島について固有タクサの多いことが大きな特徴ではあるが，東洋区と旧北区の境界に位置し，東洋のガラパゴスと呼ばれるほど独自の生物相を育んできた琉球列島の場合ほどの派手さがないためか，その系統生物地理学的な研究は大きく立ち遅れている感が否めない。こうした中，今回，この伊豆諸島とともにかつて伊豆島弧を形成していた伊豆半島をも含めた「伊豆諸島および伊豆半島の動物の分子系統地理学と生活史変異」と題した特集が誌上シンポジウムとして企画され，クワガタムシをはじめとする昆虫の知見からのコメントを求められた。残念なことに現在までに得られている伊豆諸島およびその周辺のクワガタムシに関する分子系統地理学的知見はこの特集で紹介された動物群に比べるとごく断片的なものに過ぎない。本来であればとてもコメントなどができる立場ではないが，せめてものコメントに代えて，伊豆諸島のクワガタムシ相の特徴を概観し，本特集で紹介されている他の分類群と比較しながら，その起源や分布の成立過程について考察してみたいと思う。

伊豆諸島のクワガタムシ相の概観

表 1 は荒谷 (2001) や藤岡 (2001)，菊池・玉置 (2007) 等に基づいて，現在までに伊豆諸島から記録されているクワガタムシのタクサとその分布状況を本州や伊豆半島と比較して概観したものである。ちなみに八丈島に隣接している八丈小島からは現在のところクワガタムシの記録は全くない。この表を見れば，伊豆諸島のクワガタムシには多くの固有のタクサが認識されていることがわかる。とくに，伊豆諸島の南部，中でも八丈島の固有性が目立つ。現在，八丈島からは固有種のハチジョウノコギリクワガタ (*Prosopocoilus hachijioensis*) をはじめ，ハチジョウヒラタクワガタ (*Dorcus titamus hachijioensis*)，ハチジョウコクワガタ (*D. rectus miekoae*)，ハチジョウネブトクワガタ (*Aegus laevicollis fujitai*) の各固有亜種が記録されている。し

かも興味深いことに，それらの固有タクサには，成虫が飛翔せずに地上を歩行する傾向が強い，多数の成虫が短期間に集中して出現する，幼虫の食性の幅が広がっている，など生態面での共通した特殊化が見られる。

しかしながら，八丈島をはじめとする伊豆諸島の南部のクワガタムシに見られる固有化の歴史は琉球列島の島々のそれと比べるとそれほど古くはなさそうである。八丈島の固有種であるハチジョウノコギリクワガタは，黒化した体色や短小化の著しいふ節，発達が悪く内歯状態も異なった大アゴなどの形態的特徴に加え，歩行傾向が強く雄成虫が倒木の下で雌を待ち伏せるなどの特殊な生態をもつことから，御蔵島以北の本土系ノコギリクワガタとは全く別系統の種であるとする見解 (藤田・市川 1985 など) が有力であった。しかし，ミトコンドリア DNA に基づいて我々が実施した本種に関する分子系統学的解析の結果，本種は伊豆諸島の個体群と単系統群をなし，しかもその分岐の程度は本土産ノコギリクワガタの地域個体群間の変異と大差ないことが判明した (荒谷・細谷 2005)。正確な分岐年代の推定には至っていないが，おそらく本特集で林・千葉によって紹介されているシモダマイマイと同様に，数万年程度と推定され，本種にみられた形態や生態面での特殊化は，樹液という解放的な餌場空間で喧嘩をする必要がなくなったために，コストのかかる大アゴの伸長をいわばやめてしまった結果として急激に生じたものであることも示唆された (荒谷 2004；荒谷・細谷 2005)。同様にハチジョウヒラタクワガタに関する解析の結果として，ノコギリクワガタよりも若干分岐は深いものの，ハチジョウヒラタクワガタは本土のヒラタクワガタと単系統群を成すことが報告されている (Goka et al. 2004)。ただし，他の伊豆諸島のヒラタクワガタに関する解析が進んでおらず，詳細な分化のシナリオは不明である。いずれにしても，これらの例からすると，伊豆諸島のクワガタムシの多くは基本的に本州方面から分布を拡大し，島ごとの分化

表 1. 伊豆半島および伊豆諸島のクワガタムシ相.

属	種および亜種	本州	伊豆半島	大島	利島	新島	式根島	神津島	三宅島	御蔵島	八丈島	青ヶ島
ツヤハダクワガタ属 (<i>Cerchus</i>)	ツヤハダクワガタ (<i>C. lignarius</i>)	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ルリクワガタ属 (<i>Piatycerus</i>)	ルリクワガタ (<i>P. delicatulus</i>)	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ホソツヤルリクワガタ (<i>P. kawadai</i>)	○	△	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	トウカイコルリクワガタ (<i>P. takakuwai</i>)	○	△	-	-	-	-	-	-	-	-	-
マダラクワガタ属 (<i>Aesalus</i>)	マダラクワガタ (<i>A. asiaticus</i>)	○	○	○	△	-	-	-	-	△	-	-
オニクワガタ属 (<i>Prismognathus</i>)	オニクワガタ (<i>P. angularis</i>)	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ミヤマクワガタ属 (<i>Lucanus</i>)	ミクラミヤマクワガタ (<i>L. gamunus</i>)	-	-	-	-	-	-	△	-	○	-	-
	ミヤマクワガタ (<i>L. maculifemoratus</i>)	○	○	●	▲	●	●	●	▲	-	-	-
	白：基亜種 (<i>ssp. m. maculifemoratus</i>)											
	黒：イズミヤマクワガタ (<i>ssp. m. adachii</i>)											
ノコギリクワガタ属 (<i>Protopocoilus</i>)	ノコギリクワガタ (<i>P. inclinatus</i>)	○	○	○	○	●	●	●	●	▲	-	-
	白：基亜種 (<i>ssp. i. inclinatus</i>)											
	黒：伊豆諸島南部亜種 (<i>ssp. i. miyakejimaensis</i>)											
	ハチジョウノコギリクワガタ (<i>P. hachijioensis</i>)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	○	-
オオクワガタ属 (<i>Dorcus</i>)	オオクワガタ (<i>D. hopei</i>)	○	△	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	ヒメオオクワガタ (<i>D. montivagus</i>)	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	アカアシクワガタ (<i>D. rubrofemoratus</i>)	○	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	スジクワガタ (<i>D. striatipennis</i>)	○	○	-	-	-	-	-	-	○	-	-
	コクワガタ (<i>D. rectus</i>)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	▲	-
	白：基亜種 (<i>ssp. r. rectus</i>)											
	黒：ハチジョウコクワガタ (<i>ssp. r. miekoae</i>)											
	ヒラタクワガタ (<i>D. titanus</i>)	○	○	○	○	○	○	△	△	△	▲	-
	白：本土亜種 (<i>ssp. t. pilifer</i>)											
	黒：ハチジョウヒラタクワガタ (<i>ssp. t. hachijioensis</i>)											
ネブトクワガタ属 (<i>Aegus</i>)	ネブトクワガタ (<i>A. laevicollis</i>)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	●	-
	白：本土亜種 (<i>ssp. l. subnitidus</i>)											
	黒：ハチジョウネブトクワガタ (<i>ssp. l. fujitai</i>)											
チビクワガタ属 (<i>Figulus</i>)	チビクワガタ (<i>F. binodulus</i>)	○	-	-	-	-	-	-	-	△	○	○
	マメクワガタ (<i>F. punctatus</i>)	△	-	-	-	-	-	○	○	○	△	-
種数		17	11	6	6	5	5	7	6	9	6	1

○, ●: 生息しており個体数も多い, △, ▲: 生息しているが個体数は少ない, -: 生息していない, または記録がない.

が進行中の状態であると考えられる。今年に入って、伊豆諸島の新島以南のノコギリクワガタが伊豆諸島南部亜種として区分された (阿達 2009)。本亜種は本土のノコギリクワガタとハチジョウノコギリクワガタのまさに中間的形態を示している。本亜種をはじめ、今後の分子系統解析によって、多くの分類群で、伊豆諸島の北部から南部に向かって本土からの距離に応じた分化を遂げている様相が明らかとなってくる可能性が高い。

伊豆諸島では飛び地的に御蔵島や利島に分布するマダラクワガタ (*Aesalus asiaticus*) とスジクワガタ (*Dorcus striatipennis*) の 2 種は、ストックにあたる本州では比較的山地に産している。この 2 種は氷期にごく狭い海峡を渡っておそらく伊豆半島経由で伊豆諸島へ侵入した後、温暖化に伴って、標高の高い山が存在し、良好な森林環境が保全されていた御蔵島や利島にいわば隔離分布的に取り残されたものであろう。この観点からすると、この 2 種においては、外部形態から想像される以上に伊豆諸島の個体群と本州の個体群との間で遺伝的な分化が進んでいる可能性もある。

海流による長距離分散の例

これまで考察してきたクワガタムシが基本的に本州方面からの分布拡大のパターンとして位置付けられたのに対し、チビクワガタ (*Figulus binodulus*) やマメクワガタ (*F. punctatus*) の場合は黒潮によって伊豆諸島に分布を広げた可能性が高いグループである。日本全体の両種の分布状況からみても、伊豆諸島はその東限にあたり、いかにも黒潮の影響を強く感じさせる。実際、伊豆諸島ではちょうど三宅島・御蔵島と八丈島の上に大きな黒潮の流れが来ており、この 2 種はまさにこの黒潮を挟む形で分布している。ただし、本土でも南岸の沿岸部にその分布が限られ、伊豆諸島がまさにその延長上に位置することから黒潮による長距離分散が想定しやすいマメクワガタに対し、内陸にまで分布しているチビクワガタの場合、伊豆諸島の北部では今のところ生息が確認されておらず、南部の御蔵島と八丈島に飛び地的に南下して分布を拡大した個体群がどこの地域のものであったのか非常に興味深い。黒澤 (1989) は、伊豆大島のカワラハンミョウやアオオサムシが伊豆半島や房総半島の個体群よりも東京のものに近い特徴を備えている点に関して、ウルム氷期の古利根川の流れによって分散した可能性を示唆してい

る。チビクワガタの場合も、最近、伊豆熱海沖の初島から記録されたことから、あるいは黒潮というよりいわゆる古利根川の流れによって関東南部の内陸部の個体群の一部が御蔵島や八丈島に流された可能性も出てきた。今後、大島を含む伊豆諸島北部からのチビクワガタの発見とその個体群に関する遺伝的な解析が期待される。

特異なミクラミヤマクワガタの分布

伊豆諸島のクワガタのうち、世界的に見ても最も奇妙な分布を示す種として特筆されるのは、御蔵島と神津島にしか生息していない固有種ミクラミヤマクワガタ (*Lucanus gamunus*) である。本種は小型のミヤマクワガタで、大アゴや耳状突起があまり発達しない形態の特徴や、春期のごく短い期間に集中して多数の成虫が出現し、雌雄ともに歩行性が強く、樹液にも来ないという生態の特徴から、ミヤマクワガタ属の中では祖先的な種とみなされる。黒澤 (1978) は形態的な特徴から本種は中国南部に分布するラエトウスミヤマ (*Lucanus laetus*) やパリーミヤマ (*L. parryi*) と同じ種群に含まれるとした。実際、ミトコンドリア DNA に基づく我々の予報的研究からも、少なくとも本土のミヤマクワガタ (*L. maculifemoratus*) や奄美大島固有のアマミミヤマクワガタ (*L. ferriei*) よりも本種はこれら中国産の 2 種に近縁であることが示唆されている (未発表)。いいかえれば、現在の日本にはミクラミヤマクワガタの姉妹群が存在していないのである。となれば、ミクラミヤマクワガタの祖先種は、中国大陆から日本、そして伊豆諸島へと侵入した後、日本本土では何かの理由で減んでしまい、伊豆諸島の御蔵島と神津島の上に生き残ったといういわゆる遺存分布と見ることになるのだろうが、日本本土での絶滅理由が何であったのか大きな謎が残る。ちなみに、黒澤 (1978) ではその理由としてヒキガエルによる捕食をあげているが、にわかには信じがたい。いずれにせよ、世界のミヤマクワガタ属全体に対する分子系統解析によって本種の起源と伊豆諸島への隔離の過程が解明されることを期待したい。

伊豆半島のクワガタシ相の特徴

本特集で伊豆諸島とともに注目されている伊豆半島のクワガタムシの系統生物地理に関しては、残念ながら多くを語る材料を著者は持っていない。しかしなが

ら、表 1 を見ると、現在の伊豆半島と伊豆諸島のクワガタ相に共通し、近隣の本州の他地域とは異なった特徴があることに気付く。それは、ブナ帯に生息するクワガタムシ相の欠落である。伊豆半島の天城山系には非常に状態のよいブナ林が発達しているにもかかわらず、ツヤハダクワガタ (*Cerchus lignarius*)、ヒメオオクワガタ (*Dorcus montivagus*)、オニクワガタ (*Prismognathus angularis*) などのブナ帯を代表するクワガタムシの記録がない。生息が確認されているルリクワガタ属 (*Platycerus*) の 2 種も個体数はごく少なく、いかにもごく最近になってこの地域にまで分布を拡大した印象を受ける。これらに対し、飛び地的とはいえ、伊豆諸島にまで分布しているマダラクワガタやスジクワガタは伊豆半島の山地に普通に見られる。一方、丹沢山塊にはツヤハダクワガタ、ヒメオオクワガタ、オニクワガタも普通に分布している (高桑 1990)。これらの事実から、伊豆島弧を形成していた当時の丹沢山塊、伊豆半島、及び伊豆諸島には生息していなかったブナ帯に生息する主なクワガタムシ類は、伊豆半島より早く鮮新世～前期更新世に本州と衝突した丹沢山塊には周辺の山地から分布を拡大したが、伊豆半島にはまだ侵入していない状態にあることが示唆される。伊豆半島にも分布を拡大できたマダラクワガタやスジクワガタはごく簡単に渡れる狭い海峡程度の隔たりで伊豆半島と各島が結ばれていた時代に伊豆諸島に侵入したものと考えられる。

ところで、海流分散による長距離移動の効果を取り除いても、伊豆諸島のクワガタムシに関しては、同じ伊豆諸島のカミキリムシやセミ、蝶などに見られる距離効果 (ストックとみなされる本土からの累積距離に比例して種数が減る) や面積効果 (大きな面積の島ほど種数が多い) といったパターン (宮野 1995) が必ずしもあてはまりそうにない。これらの特徴にはクワガタムシ自身の生態的な特性と伊豆諸島におけるクワガタムシ相の成立過程が深く関わっていると考えられる。また一方で、このことは特集で岡本・正田がオカダトカゲについて考察しているように、かつての伊豆島弧に現在の伊豆諸島南部までカバーするような大きな陸塊があった可能性を示唆しているのかもしれない。あるいはオカダトカゲのような島嶼部から本州へ

の分布拡大というパターンが検出される可能性もある。今後の知見の蓄積を待ちたい。

最後になったが、伊豆諸島、および伊豆半島の動物相に関する最新の系統生物地理学の成果に触れさせていただきだけでなく、このような執筆の機会まで与えてくださった林 文男博士に深く感謝申しあげたい。

引用文献

- 阿達直樹 (2009) 伊豆諸島産ノコギリクワガタの 1 新亜種の記載. 月刊むし (463) : 34-37.
- 荒谷邦雄 (2001) 伊豆・小笠原諸島のクワガタムシ相の特徴とその起源. 昆虫と自然 36 (3) : 9-14.
- 荒谷邦雄 (2004) 遺存固有の系統生物地理学～クワガタムシを題材に～. 昆虫と自然 39 (1) : 4-8.
- 荒谷邦雄・細谷忠嗣 (2005) 島流しにあったハチジョウノコギリクワガタに一体何が起こったのか? 昆虫 DNA ニュースレター (2) : 25-30.
- 藤岡昌介 (2001) 日本産コガネムシ上科総目録. 291 pp.
- 藤田宏・市川敏之 (1985) 南西諸島および伊豆諸島におけるクワガタムシ科の再検討. 月刊むし (170) : 2-13.
- Goka, K., Kojima, H. and K. Okabe (2004) Biological invasion caused by commercialization of stag beetles in Japan. *Global Environmental Research* 8 (1) : 67-74.
- 菊池淳・玉置久敬 (2007) 伊豆諸島青ヶ島のチビクワガタ. 月刊むし (438) : 62.
- 黒澤良彦 (1978) 伊豆諸島特産種ミクラミヤマクワガタの系統と分布. 国立科学博物館専報 (11) : 141-153.
- 黒澤良彦 (1989) 黄河がタマムシを運んだ? 科学朝日 49 (5) : 12-17.
- 宮野伸也 (1995) 近い島と遠い島の昆虫. pp. 73-74. In 伊豆・小笠原・マリアナ島弧の自然.
- 高桑正敏 (1990) 神奈川県に分布しているクワガタ. pp. 32-38. In 甲虫の魅力ークワガタとハナムグリの世界を探るー.

地区会活動記録およびお知らせ

第29回 (2009年) 関東地区生態学関係修士論文発表会

日時：2009 年 3 月 7 日 (土) 10:10 ~ 16:45

場所：明治大学農学部 2 号館 2-200 教室 (A 会場) および 2-300 教室 (B 会場)

スタッフ：芦澤和也・戸金 大・今津健志・大橋 賢・菊地哲理・保母桂志・長尾圭祐・石田瑞穂・川原 健
志賀正啓・中村光一郎・本木裕之・伊藤邦泰・北嶋裕一・小泉恵佑・佐々木太毅・清水冬音
杉山智美・寺村 彬・渡辺幸太 (以上、明治大学農学部応用植物生態学研究室)

- A1 今津健志 (明治大学大学院農学研究科応用植物生態学研究室)
谷津田に生息するクサガメ *Chinemys reevesii* の個体群特性 - メスの繁殖生態と幼体の生態 -
- A2 高木健太郎 (早稲田大学大学院人間科学研究科環境生態学研究室)
中国広東省での荒廃地修復過程における昆虫相の多様性回復評価
- A3 深澤 悟 (東邦大学大学院 理学研究科地理生態学研究室)
伊豆諸島のハチ類相の生物地理学的解析
- A4 保母桂志 (明治大学大学院農学研究科応用植物生態学研究室)
都市近郊林における樹洞木の分布特性と樹洞営巣性鳥獣類による樹洞利用
- A5 仲條竜太 (東邦大学大学院理学研究科地理生態学研究室)
DNA を用いたクモ類の糞からの餌生物同定法の検討
- A6 佐々木幹雄 (筑波大学大学院生命環境科学研究科保全生態学研究室)
亜熱帯ヒルギ林における飛翔性昆虫の群集構造
- A7 小林由理亜 (首都大学東京大学院都市環境科学研究科環境地理学研究室)
隠岐諸島西ノ島の放牧地におけるウシの行動と植生景観
- A8 水澤玲子 (東邦大学大学院理学研究科地理生態学研究室)
伊豆諸島の貧弱な送粉者相とクサギの花形態進化
- A9 佐藤竜一 (東京大学大学院農学生命科学研究科森林動物学研究室)
溪流棲落葉破碎食性昆虫の無機態リン放出者としての役割
- A10 大滝宏代 (首都大学東京大学院理工学研究科環境微生物学研究室)
光合成細菌が優占する温泉微生物マットにおける水素発生と消費
- A11 黒川 巧 (筑波大学大学院生命環境科学研究科)
カザフスタン共和国ステップにおける群落特性に及ぼす土壌の諸性質の影響
- A12 鈴木あづさ (玉川大学大学院農学研究科)
生物的ならびに物理的環境要因に対する草原の土壌呼吸応答特性
- A13 常木静河 (首都大学東京大学院理工学研究科植物系統分類学研究室)
外部形態および集団遺伝学的解析からみた小笠原産タブノキ属植物の分化
- A14 伊藤聡史 (筑波大学大学院生命環境科学研究科)
藍藻毒合成酵素遺伝子をマーカーとした有毒藍藻類の新規分類法の開発
- A15 森 啓悟 (首都大学東京大学院理工学研究科植物系統分類学研究室)
小笠原産ムラサキシキブ属の遺伝構造と集団分化の解明
- B1 菅原のえみ (横浜国立大学大学院環境情報学府小池研究室)
指標植物をもちいた関東地方周辺の里地里山評価

- B2 鈴木晴美 (東京農工大学大学院農学府植生管理学研究室)
関東地方の扇状地の農業用水路における水生植物の分布と生育環境
- B3 大橋 賢 (明治大学大学院農学研究科応用植物生態学研究室)
北総台地の半自然草原における野草の保全に関する研究
- B4 芝 朋美 (東京農業大学大学院農学研究科森林生態学研究室)
大菩薩嶺夏緑広葉樹林における林冠構成種の実生の発芽・定着に対する地形の影響
- B5 中馬美咲 (東京大学大学院農学生命科学研究科森林圏生態学研究室)
北方針広混交林における樹木稚樹の成長に関わる環境要因
- B6 榎澤崇宏 (明治大学大学院文学研究科)
北アルプス北部、別山山頂付近における線状凹地の植生分布と環境要因
- B7 畑中由紀 (横浜国立大学大学院環境情報学府)
絶滅危惧種チョウジソウ *Amsonia elliptica* の発芽特性と生育地の植生適合性
- B8 中村昌代 (宇都宮大学大学院)
栃木県における特定外来生物オオハングソウの分布に果たす景観配置とハビタット特性の役割
- B9 石塚 航 (東京大学大学院農学生命科学研究科)
太平洋側山地におけるブナ属 2 種 (*Fagus crenata* と *F. japonica*) の実生定着過程と種特性の解明
- B10 石神 唯 (首都大学東京大学院理工学研究科植物生態学研究室)
小笠原諸島固有木本植物オガサワラビロウの散布体の浮遊能力の種内変異
- B11 菊地哲理 (明治大学大学院農学研究科応用植物生態学研究室)
伊豆諸島における固有変種サクユリの分布特性と人為の影響
- B12 加部祐介 (宇都宮大学雑草科学研究センター)
太平洋側森林北限域におけるスタジイ実生の定着と成長
- B13 岡田真樹 (東京農工大学大学院農学府植生管理学研究室)
富士山南麓のブナ帯域におけるスズタケ (*Sasamorpha borealis*) の分布と地形・土壌との関係
- B14 原美穂子 (東京農業大学大学院農学研究科森林生態学研究室)
西表島におけるマングローブ樹木 4 種の葉の成熟に伴う形態と生理生態的特性の変化
- B15 水崎大二郎 (千葉大学大学院園芸学研究科)
常緑広葉樹稚樹のクロロフィル含量・窒素含量の時系列変化～フェノロジー・老化に伴った光合成関連物質の変動～

第30回 (2010年) 関東地区生態学関係修士論文発表会開催のお知らせ

恒例の生態学関係修士論文発表会が、本年度につきましては下記の通りに首都大学東京において開催されます。この発表会は、本年度修士課程を修了される大学院生に、その研究成果を発表する機会を提供するものです。この発表会では日本生態学会関東地区会の会員・非会員に拘らず発表できますので、ぜひとも広くご参加いただきたいと考えております。みなさまには周囲の大学院生への周知の願いとともに、当日の御来聴を心よりお待ちしております。

また、30周年記念特別企画として、フォトコンテスト『私の選ぶ“研究のひとコマ”』を同時開催いたします。みなさまが日頃の調査で撮影したフィールドでのワンシーンや研究対象のすてきな表情をぜひお送り下さい。受賞作品には記念品を贈呈いたしますので奮ってご応募下さい！

発表会および特別企画の詳細につきましては、本発表会ウェブサイト (http://www.uf.a.u-tokyo.ac.jp/eco_kanto2010/index.htm) をご覧下さい。

主 催：日本生態学会関東地区会

日 時：2010 年 2 月 27 日 (土)

会 場：首都大学東京・国際交流会館大会議室 (図 1)

京王相模原線 南大沢駅下車 徒歩 8 分 (校門をはいつてから 5 分)

首都大へのアクセスについては以下のウェブサイトをご覧ください

<http://www.tmu.ac.jp/access.html>

首都大の構内マップ

http://www.tmu.ac.jp/university/campus_guide.html

19 番が国際交流会館です。校門脇に案内看板があります。

問い合わせ先：eco_kanto_director@hotmail.co.jp (2010年関東地区生態学関係修士論文発表会事務)

代表；石塚 航 (東大・農学生命科学)

会場運営；大滝宏代 (首都大・理工)

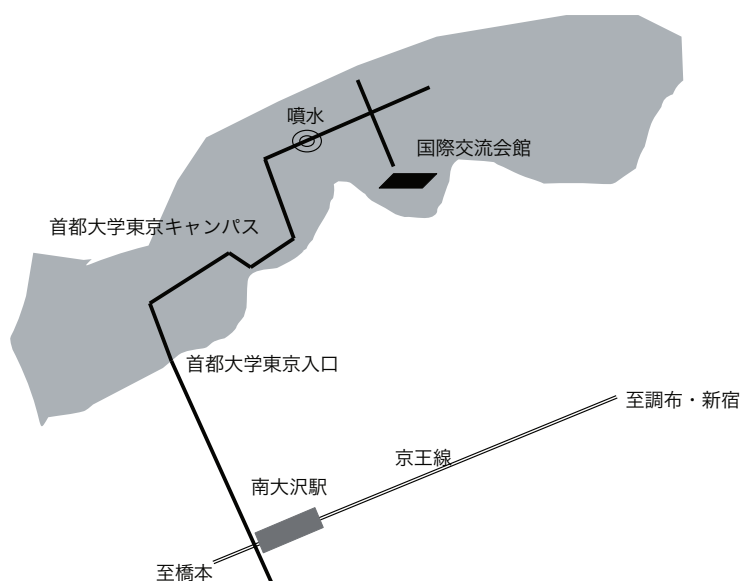


図 1. 首都大国際交流会館の案合図

2009年活動報告

- (1) 2009 年 1 月 10 日 (土) に地区会総会を首都大学東京秋葉原サテライトキャンパスにて開催した。参加者 10 名。
報告：会員動向, 2007 年および 2008 年の活動報告, 2007 年および 2008 年の会計報告。
議事：2007 年決算および 2008 年決算, 2009 年予算・活動計画の承認, 地区会の将来計画。
- (2) 2009 年 1 月 10 日 (土) に公開シンポジウムを首都大学東京秋葉原サテライトキャンパスにて開催した (共催：首都大学東京)。参加者 73 名。
テーマ：遺伝資源の宝庫としての小笠原諸島。
- 講演
- ・小笠原の陸産貝類の形態的多様性と遺伝的多様性 (千葉聡 東北大)
 - ・小笠原土着のオガサワラトカゲと外来のグリーンアノールの集団遺伝構造 (林文男・鈴木惟司 首都大)
 - ・小笠原固有樹種ムニンフトモモの遺伝的多様性と遺伝構造 (兼子伸吾 京大)
 - ・小笠原固有植物群の集団遺伝的解析 (加藤朗子 首都大)
- ポスター発表
- ・特定外来生物ニューギニアヤリガタリクズムシの耐塩水性～陸産貝類との比較～:大林隆司(首都大)・杉浦真治(森林総研)・岩淵喜久男(農工大)・可知直毅(首都大)
 - ・小笠原諸島のワラジムシ亜目の種多様性と群集組成への捕食者オオヒキガエルの影響：八巻明香(横浜国大・環境情報)・岸本年郎(自然研)・長谷川元洋(森林総研・木曽)・菊池知彦(横浜国大・環境情報)
 - ・メグロの遺伝的、形態的島嶼間変異：川上和人(森林総研)・[○]原田幸子, 鈴木惟司(首都大)・樋口広芳(東大)
 - ・小笠原諸島固有のトンボ類の系統と集団遺伝構造：荏部治紀(神奈川県博)・林文男(首都大)
 - ・外来木本種モクマオウが小笠原固有の木本種の定着に及ぼす影響：畑憲治・加藤英寿・可知直毅(首都大・生命)
 - ・琉球由来のセンダンが小笠原諸島自生のセンダンに引き起こす遺伝的攪乱の可能性：須貝杏子・村上哲明・加藤英寿(首都大・牧野標本館)
 - ・マイクロサテライトマーカーを用いた小笠原諸島固有樹種オガサワラビロウにおける遺伝構造の推定：大谷雅人(森林総研)・谷尚樹(国際農林水産業研究センター)・吉丸博志(森林総研)
 - ・小笠原諸島における絶滅危惧種オガサワラグワの遺伝構造と保全：吉丸博志(森林総研)・谷尚樹(国際農林水産業研究センター)・河原孝行(森林総研・北海道)
 - ・オガサワラグワの倍数性分析：板鼻直栄(森林総研)
- 特別展示
- ・奇跡の島・南硫黄島～25 年ぶり学術調査の記録：NPO 小笠原自然文化研究所・南硫黄島調査隊
ビデオ上映 秘境南硫黄島～25 年ぶりの上陸調査～
- (3) 2009 年 2 月に地区会会報第 57 号を発行した。
- (4) 2009 年 3 月 7 日 (土) に 29 回修士論文発表会を明治大学生田校舎にて開催した。
- (5) 2009 年 11 月 7 日に地区委員会および地区総会を首都大学東京国際交流会館にて開催した。参加地区委員 6 名。
報告：会員動向, 2009 年活動報告、2009 年会計中間報告。
審議：地区選出自然保護委員の再任、2010 年活動計画と予算案, 地区会の将来計画。
総会において以下を報告した。
・2010 年中に地区会のウェブサイトを開設し、会報の PDF 版をダウンロードできるようにする。

・次号の地区会報に今後冊子体での地区会報の送付希望を確認するための返信葉書を同梱する。

- (6) 2009 年 11 月 7 日にシンポジウムを首都大学東京国際交流会館にて開催した。参加者 62 名（女性 18 名、男性 44 名）。

テーマ：若手研究者が描く生態学の未来像

- ・はじめに 可知直毅（首都大・生命）
- ・鳥の行動生態学的アプローチから（田中啓太 理研・脳科学セ）
- ・社会性昆虫の進化学的アプローチから（土畑重人 東大・総合文化）
- ・共生微生物の進化学的アプローチから（細川貴弘 産総研・生物共生進化）
- ・植物の系統地理学的アプローチから（岩崎貴也 首都大・牧野標本館）
- ・植物の歴史生態学的アプローチから（富松裕 東北大・複合生態フィールドセ）
- ・総合討論：20 年後を想像できるか（林文男 首都大・生命）

- (7) 2009 年 11 月現在の会員数は以下のとおり。

関東地区会会員動向 2009 年 10 月末現在（2008 年度との差）

	A 会員	B 会員	C 会員	合計
一般会員	649 (− 17)	325 (+ 21)	81 (− 3)	1055 (+ 1)
学生会員	300 (+ 55)	76 (0)	10 (+ 1)	386 (+ 56)
名誉会員	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
合計	949 (+ 38)	401 (+ 21)	91 (− 2)	1441 (+ 57)

- (8) 2009 年 12 月に地区会報第 58 号を発行した。

2009年会計報告

2009 年決算 (自 2009 年 1 月 1 日 至 2009 年 12 月 31 日)

種別	項目	計	備考
収入			
	地区会費還元金 (2009 年入金全額)	1,337,366	
	2008 年より繰越	3,531,282	
	利子	2,485	
	計	4,871,133	
支出			
	シンポジウム運営委託 (2008 年分)	364,403	案内葉書等
	シンポジウム運営 (2008 年分)	146,604	講師旅費等
	地区委員会費 (2 回分)	25,435	委員交通費・弁当代
	会報 No. 57 (2008 年分)	626,992	2009 年 2 月発行
	シンポジウム運営 (2009 年分)	90,155	講師旅費等
	第 30 回修論発表会 (2010 年 2 月開催)	200,000	準備前渡金
	雑費	630	振り込み手数料
	小計	1,454,219	
	2009 年に繰越	3,416,914	

2010 年予算 (自 2010 年 1 月 1 日 至 2010 年 12 月 31 日)

種別	項目	計
収入		
	地区会費還元金 (2010 年入金全額)	1,300,000
	2009 年より繰越	3,416,914
	利子	1,000
	計	4,717,914
支出		
	シンポジウム運営委託費 (2009 年分)	400,000
	会報 No. 58 (2009 年分)	600,000
	地区会報電子化アンケート	90,000
	第 30 回修論発表会 (2010 年 2 月) 追加支出	0
	シンポジウム運営 (2010 年分)	150,000
	地区委員会費	15,000
	第 31 回修論発表会 (2011 年分) 準備前渡金	200,000
	地区会ウェブサイト作成委託費	500,000
	地区会ウェブサイト維持費	50,000
	雑費	1,000
	小計	2,006,000
	2011 年に繰越	2,711,914

関東地区会運営方法に関するアンケートの集計結果

前号の会報（第 57 号）送付時（2009 年 2 月 10 日付け）に、関東地区会運営方法に関するアンケート調査を実施した。このアンケートに対して、2009 年 2 月 10 日から 3 月 31 日の間に地区会員 1384 名のうち 60 名から回答があった（ただし、各項目において複数を選択した回答もあり）。回収率は 4.3%である。その結果を以下に記録しておく（文責：林 文男）。

- (1) 冊子体の会報を廃止し、会報をホームページから PDF ファイルとしてダウンロードできるようにすることに関して、
 - A この企画に賛成する 58 名 (95.1%)
 - B 冊子体の配布を希望する 2 名 (3.3%)
 - C その他 1 名 (1.6%) (冊子体と PDF ファイルの両方)
- (2) シンポジウム案内など地区会からの連絡を葉書ではなくメールで受け取ることにに関して、
 - A メール連絡に賛成する 59 名 (98.3%)
 - B 葉書連絡を希望する 1 名 (1.7%)
 - C その他 0 名 (0%)
- (3) (1) と (2) を実施した場合の冊子体の会報や葉書での連絡を希望する会員に対する費用負担に関して、
 - A 地区会の負担とする 29 名 (48.3%) (個人負担とすると会計処理が煩雑)
 - B 希望者の個人負担とする 28 名 (46.7%)
 - C その他 3 名 (5.9%) (どちらも良い／会費に差をつける／地区会に一任)
- (4) (1) と (2) を実施した場合に、会報印刷費を低く抑えることによって冊子体の質が低下することに関して、
 - A やむを得ない 8 名 (66.7%)
 - B 会報の質は維持すべきである 4 名 (33.3%) (ISSN 登録をしてあるので)
 - C その他 0 名 (0%)
- (5) 関東地区会の今後の活動について
 - ・これまでの事業の継続（充実）— 5 名.
 - ・公開シンポジウムの継続— 9 名（関東地区の地の利を生かす工夫を／アジア地域における日本生態学会の役割についてのシンポジウムを）.
 - ・生態学関係修士論文発表会は継続すべき— 5 名.
 - ・野外指導講習会や野外実習（現地学習会）の開催— 10 名（一般人を対象／文系向け／市民団体との連携／大学院生主催／有料化／人材育成と人材派遣／保険料の徴収／実費以外の徴収には反対）.
 - ・総会と事業は切り離す.
 - ・事業は年数回行ってもよい.
 - ・繰越金が年々増えるなら年会費は下げても良い.
 - ・ホームページで地区会の内容を発信— 2 名.

- ・ ホームページでは地区会報のバックナンバーを閲覧できるように.
- ・ 生態学関係卒業研究発表会の開催希望.
- ・ 中学生, 高校生を対象とした講演会 (ミニ学会) の開催— 2 名.
- ・ 若手主催の勉強会への助成.
- ・ ポスドクを対象としたキャリアガイド事業を希望.
- ・ 学生の国外学会への参加費用援助.
- ・ 地区会活動の拡大は会員や地区委員の負担増につながるので注意— 4 名.
- ・ 地区会は無くす方向で検討すべき (地区会間でのサービスの不公平 / 任意入会かどうか).

以上

〔重要〕 2010 年からの地区会会報の冊子体の送付希望調査のお知らせ

2009 年 12 月 25 日

日本生態学会関東地区会会員各位

日本生態学会関東地区会では、2010 年より、地区会のホームページを開設し、そこから地区会会報を PDF ファイルとしてダウンロードできるようにする予定です。2009 年のアンケート調査の結果、それにとまなう冊子体の廃止について、95.1%の会員が賛成（PDF ファイルのみで可）でしたが、4.9%の会員が反対（冊子体の送付も希望）でした。また、会員へのシンポジウムなどの連絡を電子メールで行うことに対して、98.3%が賛成（電子メール連絡のみで可）でしたが、1.7%が反対（はがき連絡も希望）でした。そこで、地区委員会で検討した結果、地区会会報の冊子体の送付とはがき連絡の希望調査を行うことにしました。

関東地区会会員の皆様には、同封のはがきにて、2010 年からの冊子体送付希望の有無、はがき連絡希望の有無、送付先の連絡をお願いします。返送されたはがきの回答に基づいて、2010 年より地区会会報の冊子体の送付やはがきによる連絡を行うため、希望の会員は必ずはがきを返送して下さい。なお、冊子体の送付やはがきによる連絡のための費用が縮減できた場合には地区会費の値下げを検討します。

送 付 先：192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 首都大学東京理工学研究科生命科学専攻

可知直毅 あて

締め切り：2010 年 1 月 31 日

1 と 2 についてはアかイのどちらかに丸印を付けて下さい。

1. 地区会会報. ア：PDF ファイルのみでよい. イ：今後も冊子体の送付を希望する.
2. はがき連絡. ア：不要（電子メール連絡のみでよい）. イ：今後も希望する.
3. 送付先住所（郵便番号も記入のこと）：
4. 氏名：
5. 地区会活動に対するその他の要望、意見など

日本生態学会関東地区会会報第58号

2009年12月25日発行

発行：日本生態学会関東地区会

〒192-0397 東京都八王子市南大沢1-1

首都大学東京理工学研究科生命科学専攻内

可知直毅(会長, 会計兼務)・林 文男(庶務)

TEL：042-677-2584 FAX：042-677-2559

印刷：株式会社コンベンションアカデミア

〒113-0033 東京都文京区本郷3-35-3-4F

TEL：03-5805-5261 FAX：03-3815-2028

