

氏名・(本籍)	しもじゃな まつ えい 下謝名 松 榮
学位の種類	博士(理学)
学位記番号	理第1192号
学位授与年月日	平成14年9月18日
学位授与の要件	学位規則第4条第2項該当
研究科, 専攻	昭和37年3月10日 琉球大学文理学部生物学科卒業
学位論文題目	琉球列島におけるヤチグモ類の地理的分布と種分化に関する研究
論文審査委員	(主査) 教授 西平守孝 教授 鈴木三男 助教授 千葉聡

論文目次

第1章 緒言	1
第2章 琉球列島産ヤチグモ属の種の形態記載	12
1 琉球列島産ヤチグモ属目録	12
2 形態記載の方法	13
3 琉球列島産ヤチグモ属の種の形態記載	13
4 考察	32
5 琉球列島産ヤチグモ属の種の検索表	32
第3章 琉球列島産ヤチグモ属の種間の系統推定	67
1 形態に基づく分岐分析による種間の系統推定	67
2 アイソザイム分析による種間の系統推定	68
3 本章のまとめ	73
第4章 琉球列島産ヤチグモ属の生態的特徴	90
1 生息場所	90
2 発育段階と体サイズ	91
3 個体群の季節的変動	93
4 繁殖生態	103
5 分散能力の推定	112
6 性的隔離機構	113
7 本章のまとめ	120
第5章 琉球列島におけるヤチグモ属の地理的分布とヤチグモ相の成立過程	154
1 調査地域と調査方法	154
2 結果	156
3 考察	172

4 本章のまとめ	175
第6章 総合討論	218
第7章 まとめと今後の課題	234
参考文献	240
付 録	249

論文内容要旨

第1章 緒言

ヤチグモ属の生息場所は、一般に森林または林縁部林床のリター、倒木周辺、崖や洞穴などの閉鎖的な環境である。ヤチグモ属は管状の住居を地中、リターまたは朽木周辺につくり、住居およびその周辺で交接、産卵および孵化を行なう。孵化後の幼蛛は、住居周辺で団居した後に分散し、その後の子グモや亜成体は成体同様に閉鎖的・隠蔽的な環境に生息する。ヤチグモ属はキムラグモ属、ジョウゴグモ属やトタテグモ属と同様に空中飛行による分散を行なわない。

琉球列島産ヤチグモ属の地理的分布には、それらの分散能力の弱さと分布地の島の地史が反映されていると考えられる。そのような観点から、大陸島である琉球列島のヤチグモ属は地理的分布、種分化および生物相成立の研究の対象として好適な生物である。

これらヤチグモ属の種分化とヤチグモ相の形成過程を解明するにあたっては、地形・地質・地史・古環境・古気候・地理的分布および生態学的側面からの研究が欠かせない。さらに、それらの祖先種の供給源と推測される中国大陸・台湾・韓国および九州島など周辺地域のヤチグモ属の研究も必要である。それゆえ、琉球列島を中心としたこれらの地域におけるヤチグモ相の実態を把握するのみならず、祖先種の分岐・分散・隔離など経時変化、地理的分布および生態的特徴などの空間的側面からの研究をあわせて進める必要がある。

本研究の目的は、琉球列島産ヤチグモ属の種類と地理的分布を明らかにし、種分化およびヤチグモ相の形成過程を解明することである。そのため、1) 琉球列島のヤチグモ相を明らかにし(2章)、2) 形態形質に基づいた分岐分析と分子分類学的側面からのアイソザイム分析を行ない、両解析結果に基づいてヤチグモ属の系統を明らかにする(3章)。さらに、3) 広域分布をするオキナワヤチグモの生態的特徴を明らかにし(4章)、琉球列島の古地理、古環境、古気候等とヤチグモ属の系統の生態的特徴および地理的分布パターンと関連させつつ考察し、種分化とヤチグモ相の形成過程を明らかにする(5章)。また琉球列島産のクモ類、昆虫類、爬虫類のうち歩行分散を行なう分類群の知見とあわせて議論することにより、本研究によって提示した琉球列島におけるヤチグモ属の祖先種の侵入ルートや種分化およびヤチグモ相形成過程に関する仮説の妥当性を検証する(6章)。

第2章 琉球列島産ヤチグモ属の種の形態記載

1981年までに琉球列島から報告されたヤチグモ属はシモフリヤチグモ *Coelotes insidiosus* L.Koch 1種のみであった。本研究において、琉球列島 77 の島々、1,115地点で調査を実施し、52島、合計380地点でヤチグモ属の生息を確認した。得られたヤチグモ属を分類学的に研究した結果、オキナワホラアナヤチグモ *Coelotes troglacaecus* Shimojana and Nishihira を含む24種を、本研究中において新種として記載した。本章においては琉球列島に分布する27種の形態的特徴を記述した。

第3章 琉球列島ヤチグモ属の種間の系統推定

種子島に分布するシモフリヤチグモ以外の26種は、すべて琉球列島の固有種で、それらはそれぞれの島および諸島に特異的な分布パターンを有することを明らかにした。大陸島である琉球列島のヤチグモ属の種分化の過程を解明することは、琉球列島の古地理学的な仮説を検証する有力なデータともなり得ると考えられる。そのため、琉球列島に分布するヤチグモ属の種分化とヤチグモ相の形成過程を解明するための基礎的な資料として、種の系統解析を行なった。

琉球列島産ヤチグモ27種（未記載種2種を含む）について、60の形態形質に基づく分岐分析による系統解析を行なった結果、8系統に分けた。また、15種18集団のアイソザイム解析の結果から、5系統に分けた。両系統解析の結果と系統群の地理的分布および生態的特徴などを含め総合的に検討し、琉球列島産のヤチグモ属27種を以下の8系統8種群に分けた。

ヤンバルヤチグモ系統（6種）、オキナワヤチグモ系統（2種）、ケラマヤチグモ系統（1種）、クメヤチグモ系統（1種）アグニヤチグモ系統（6種）、ヤエヤマヤチグモ系統（2種）ウルマヤチグモ系統（7種）、ヤチグモ sp.2系統（1種）。

アイソザイム分析に用いたヤチグモ属15種18集団の解析結果と、これまでに報告されている琉球列島産陸生動物の分子時間（遺伝距離）の結果と照合しながら検討し、今回用いたヤチグモ属の分子時間をNeiの1D=500万年とした。

第4章 琉球列島産ヤチグモ属の生態的特徴

琉球列島に分布する8系統8種群はそれぞれの島または諸島に特徴的な分布域と生息環境を有する。ヤチグモ属の種分化や地理的分布の成立は、それぞれの種や種群の生態的特徴、たとえば生息環境、生活史、季節の変動、産卵生態、分散能力および性的隔離機構等と関係があると考えられる。よって、広域分布種であるオキナワヤチグモの生態的特徴を明らかにすることを試みた。

本章では、広域分布種であるオキナワヤチグモを中心に、以下のことを明らかにした。主にオキナワヤチグモを材料に用いたのは、ヤチグモ属の生態的特徴を把握することがねらいである。

1. ヤンバルヤチグモ系統は、中琉球からトカラ列島の非石灰岩地域のシイ林、リュウキュウチク林の林縁部から琉球石灰岩地域の低地林内に、ウルマヤチグモ系統は低地の琉球石灰岩洞穴に生息し、生息場所に系統間の違いがみられた。
2. オキナワヤチグモの発育段階は、孵化・団居期（2～7月）、分散期（4～7月）、成長期（8～11月）、成熟期（11～12月）、交接期（11～2月）および産卵期（1～4月）に分けられた。
3. オキナワヤチグモの個体数は3～4月から増加し始め、6～7月にピークに達する。その後、9～10月に漸次減少を始め、6～7月に著しく減り、3月に最も少なくなる。一般に♂は2月までに、♀は5月までに死亡する。オキナワヤチグモの生活史には明らかな季節性が見られ、また本種が1化性の種であることを明らかにした。
4. オキナワヤチグモの個体数は気温の季節的变化とはほぼ同様な季節変動を示した。
5. 沖縄島におけるオキナワヤチグモ個体群中、中生代石灰岩地域の林内の個体群が、第四紀更新統琉球石灰岩地域の林内および洞穴内の個体群に比較して個体数が圧倒的に多かった。
6. 琉球列島産ヤチグモ属7系統群の産卵様式がすべて覆いかぶせ型に属することを明らかにした。
7. ヤンバルヤチグモ系統は、産卵室を形成し、その中で産卵を行ない、子グモの保護様式は「セル

型」に属し、他の6系統群は産卵室を形成しない「放置型」に属した。

また、ヤンバルヤチグモ系統は、生涯に1~2回、時には3回産卵するのに対し、他の系統群の産卵回数は4~8回と多い。産卵回数の少ないヤンバルヤチグモ系統の初回の産卵数は、他系統に比べて著しく多く、産卵回数の進行に伴う産卵数の変化にも系統間で差がみられることを明らかにした。ヤンバルヤチグモ系統では、2回目の産卵数は初回の1/2、3回目は初回の1/4と産卵数が激減するのに対し、他の6系統群における産卵回数の進行に伴う卵数の減少はゆるやかであった。

8. ヤチグモ属は歩行分散を行なうため、空中飛行によって分散するコガネグモ科に比べて、分散能力は著しく低いことを確認した。
9. 琉球列島産ヤチグモ属7種の交接実験結果から、交接行動パターンがS型、W型およびNr型の3つに分けられることを明らかにした。
10. 数種の交接実験を行ない、ヤチグモ属においても交接前性的隔離機構が成立していることが分かった。

第5章 琉球列島におけるヤチグモ属の地理的分布とヤチグモ相の成立過程

大陸島である琉球列島に分布するヤチグモ属の地理的分布と種分化および相形成の過程を解明するためには、琉球列島のほぼ全域を調査対象とし、つとめて多くの島々からヤチグモ属を採集して、種または種群の地理的分布を調べる必要がある。さらに地理的分布とそれぞれの島嶼の古地理的・古気候的要因との関連、琉球列島産ヤチグモ属の祖先種の侵入経路や種分化の過程およびヤチグモ属の系統関係を考察した。

本章においては以下のことを明らかにした。

1. 地質構造区分から種数の分布をみると、南琉球4種（14.8%）、中琉球20種（74.1%）、北琉球5種（18.5%）で、中琉球が圧倒的に種数が多かった。南琉球と中琉球との共通種はなく、中琉球と北琉球との共通種は3種（11.1%）であった。しかし、種子島海峡以南と以北の共通種は全くみられなかった。屋久島・種子島以南に分布する24種（88.9%）はすべて琉球列島固有種で、固有率は著しく高かった。
2. 島嶼の地質とそれぞれの島嶼におけるヤチグモ相との関連から、中新統非石灰岩地域の沖縄島と奄美大島では種数が多かったのに対し（16種、59.3%）、第四紀更新統琉球層群の琉球石灰岩地域の宮古島、与論島や喜界島などの種数は僅か2種で沖縄島や奄美大島に比べてきわめて少なかった。
3. 完新世の砂丘や海浜堆積物で構成される慶良間諸島の神山島や与勝離島の浮原島には、ヤチグモ属は全くみられなかった。
4. 島の地形から種数をみると、高島では17種（62.9%）と多く、低島では6種（22.2%）がみられた。高島と低島共通にみられた種はウルマヤチグモ、ヤエヤマヤチグモ、オキナワヤチグモおよびアマミヤチグモの4種（14.8%）で、いずれの種も多様な生息場所を利用している種であった。
5. 島の面積と種数の関係では、700 km²以上で非石灰岩地域の沖縄島や奄美大島には5~6種、200~500 km²の西表島や石垣島には2種、200 km²以下の島には1種がみられた。しかし、宮古島や種子島のように面積が150~500 km²と面積が大きくても低島の島々では1種、20 km²以下でもトカラ列島のような高島には2種分布していた。
6. 島嶼の成因と種数との関係は、大陸島には1~6種分布するが、海洋島の大東諸島にはヤチグモ属は全くみられなかった。
7. 系統群の分布と島嶼の地質や地史との関係からみると、分岐時期が古いと考えられるヤンバルヤ

チグモ系統は第三紀中新統のシイ林を有する島嶼を中心に分布し、第四紀更新統の琉球層群から成る新しい島嶼にはヤンバルヤチグモ系統以外の系統群が分布していた。

8. これらの結果に基づいて、琉球列島産ヤチグモ属のそれぞれの祖先種の同列島への侵入ルートとして、以下の3つのルートを提示した。なお、ヤチグモ sp.2系統の侵入ルートは不明である。

(1) 南琉球ルート（台湾経由）——ウルマヤチグモ系統

(2) 南北迂回ルート（台湾・朝鮮半島経由）——ヤエヤマヤチグモ系統

(3) 東進・中琉球ルート（陸塊・陸橋経由）——ヤンバルヤチグモ系統、

オキナワヤチグモ系統、クメヤチグモ系統、

アグニヤチグモ系統、ケラマヤチグモ系統

9. 琉球列島におけるヤチグモ属の種分化とヤチグモ相形成過程に大きな影響をおよぼした要因は、地殻変動による第一・第二陸橋の形成と島尻海およびサンゴ海の誕生による陸橋の消滅であると推測した。これまでに得られた結果に基づき、琉球列島におけるヤチグモ属の種分化とヤチグモ相形成過程の想定図を提示した（図6-5）。

第6章 総合討論

本章では、前章までに提示した琉球列島産ヤチグモ属の系統樹、系統と生態的特性との関係、ヤチグモ属の地理的分布およびヤチグモ相形成過程の想定図と、これまでに報告された琉球列島産の動物のうち、歩行移動を分散手段とするキムラグモ類・ジョウゴグモ類、トタテグモ類および昆虫類のクワガタムシ類を取り上げ、さらに両生類、爬虫類のトカゲモドキ類に関する研究成果と関連させつつ論議した。その結果、以下のことを明らかにした。

1. これまでに報告されている琉球列島のイモリ類、カエル類およびトカゲ類のアイソザイム解析による遺伝距離の値は、本研究によるヤチグモ属のアイソザイム解析によって構築された分子系統樹（図3-4）、形態形質に基づく分岐図（図3-1）およびは琉球列島産ヤチグモ属の種分化とヤチグモ相形成過程の想定図（図6-5）を支持すると考えられる。
2. 現在、同所的に分布するヤンバルヤチグモ系統と他系統群との間に侵入経路および分散時期にずれがみられたことは、ヤンバルヤチグモ系統と他系統に属する2集団間の遺伝距離が1.00以上の高い値を示すこと、さらに、12遺伝子座における置換遺伝子座数が多いことに対し、同系統に属する異種の2集団間における遺伝距離が0.06（オキナワヤチグモ—アマミヤチグモ）～0.33（ヤンバルヤチグモ—トカラヤチグモ）と小さいことや遺伝子座の置換がないか、または極端に少ないことによって支持されよう。
3. 今回提示した琉球列島におけるヤチグモ属の種分化とヤチグモ相形成過程の想定図は（図6-5）、歩行移動を分散の手段とするキムラグモ類、ジョウゴグモ類やトタテグモ類、甲虫目のクワガタムシ類および爬虫類のトカゲモドキ類等の琉球列島における地理的分布パターンによっても基本的に支持されると考えられる。

論文審査の結果の要旨

島は孤立した生息環境であり、生物の進化や地理的分布および生物相の形成過程の解明に格好な場を提供している。九州から台湾の間に弧状に連なる琉球列島は、そのような研究にとって好適な地域である。下謝名松榮提出の論文は、琉球列島におけるヤチグモ類について、その分類、系統、地理的分布および主要種の生態を明らかにし、ヤチグモ属の種分化および相形成過程を解明することを目的として行なわれたものである。

まず、琉球列島の77島において1,115地点をくまなく踏査し、52島、380地点でヤチグモ属の生息を確認した。得られたヤチグモは27種（未記載種2種を含む）に分けられ、24種を新種として記載し、琉球列島産ヤチグモ属の種の全容をほぼ明らかにした。これら27種について、60の形態形質に基づく系統解析とともに、15種18集団のアイソザイム分析による系統解析を行ない、両解析結果から27種を8系統に分けた。ヤチグモ属の系統解析はこの研究が最初である。さらに、普通種のおキナワヤチグモについて、発育段階、産卵生態および個体群動態を中心にした詳細な野外調査によって生活史をほぼ明らかにし、14種の産卵生態および子グモの保護様式と系統群に深い関わりがあることをはじめて明らかにした。

また、全ての種と系統群の地理的分布を調べ上げ、それらが島々の地史と深い関わりを持つことを明らかにした。琉球列島産ヤチグモ属祖先種の琉球列島への侵入ルートとして、次の3ルートを提示した（ヤチグモsp. 2系統については不明）。1）南琉球ルート（台湾経由）：ウルマヤチグモ系統。2）南北迂回ルート（台湾・朝鮮半島経由）：ヤエヤマヤチグモ系統。3）東進・中琉球ルート（陸塊・陸橋経由）：ヤンバルヤチグモ系統、クメヤチグモ系統、オキナワヤチグモ系統、アグニヤチグモ系統、ケラマヤチグモ系統。これらの研究成果に基づいて、琉球列島におけるヤチグモ属の地理的分布、種分化およびヤチグモ相形成過程に影響をおよぼした主な要因は、地殻変動による第一・第二陸橋の形成と島尻海およびサンゴ海の誕生に因る陸橋の消滅であると考え、琉球列島におけるヤチグモ属の種分化とヤチグモ相形成過程を提示した。

これらの研究成果は、本人が自立して研究活動を行なうに必要な高度の研究能力と学識を有していることを示している。したがって、下謝名松榮提出の論文は、博士（理学）の学位論文として合格と認める。