

[特集] クモ研究の現在—新たな技術と視点から—

日本産キムラグモ類の系統地理と分類

谷川 明 男

DNAデータを用いてキムラグモ類の系統推定を行った結果、外部形態での推定結果では別系統と考えられていた日本産の2属が姉妹群を形成した。また、いくつも検出された地理的系統集団の中には、現存の海峡による隔離で分化したのではなく、それらが形成されるよりも前に分化したと思われる場合があった。いっぽう、細かくて深い集団の遺伝的分化に反して、形態の相違は小さく、外部形態で見分けることのできない隠蔽種も存在した。

キーワード: COI, 28S, 生殖的隔離, 隠蔽種

キムラグモ類は地面に掘った穴に棲んでおり、入口につけた戸蓋を少し持ち上げて獲物が通りかかるのを待ち伏せしている (図1)。メスはほとんど移動することがないが、オスは成熟すると巣穴を出てメスを探索して徘徊する (菊屋 1993, Haupt 2003)。腹部には背板があって体節のなごりを残しており (図2)、その姿でそのほかのクモ類とは一見して区別できる。「キムラ」とは最初

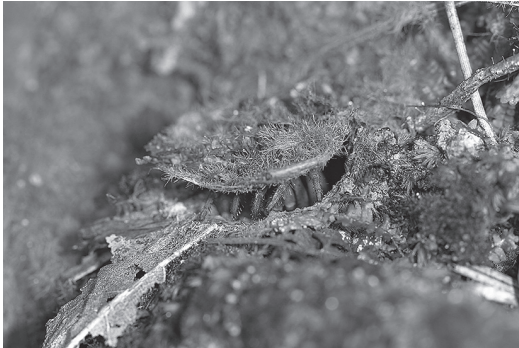


図1. 夜間、戸蓋の隙間からあたりをうかがうヤンバルキムラグモ。

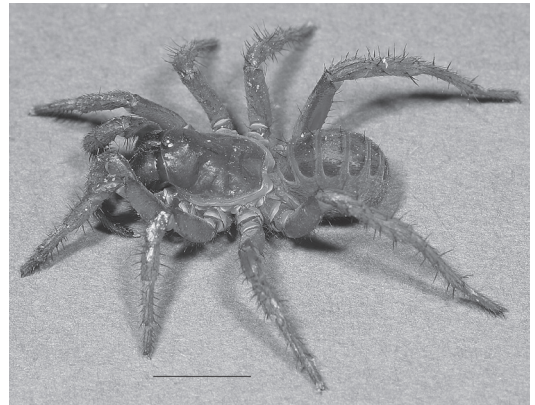


図2. ヤクシマキムラグモのメス。腹部背面に背板があることがハラフシグモ科の顕著な特徴。
スケール= 5mm.

の発見者である木村有香氏 (ヤナギの研究者) の名前にちなむ。分類学的には、クモ目 Araneae 中亜目 Mesothelae ハラフシグモ科 Liphistiidae に位置づけられている。クモ目の中で中疣亜目に属するのはハラフシグモ科だけで、そのほかのクモ類はすべて後疣亜目 Opisthothelae に属する。中疣亜目の名は糸疣 (出糸器官) が腹部腹面の中央付近に位置することに由来し (図3A)、後疣亜目のクモ類では糸疣は腹部後端に位置している (図3B)。科名の「ハラフシ」は、腹部に体節のなごりを残していることからつけられたもので、ハラフシグモ科はハラフシグモ属 *Liphistius*、キ

Tanigawa Akio : Phylogeography and taxonomy of Japanese liphistiid spiders.

〒113 - 8657 東京都文京区弥生1-1-1
東京大学農学部生物多様性科学研究室

E - mail : dp7a-tnkw@j.asahi-net.or.jp

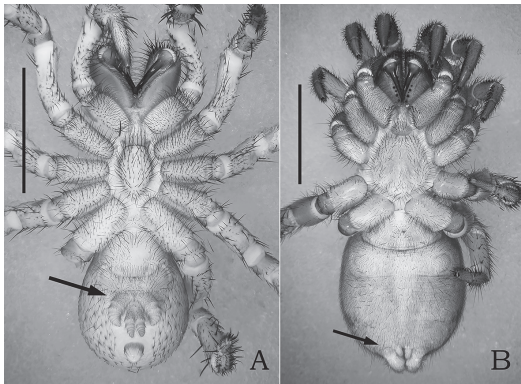


図 3. A. ヤンバルキムラグモ (中疣亜目), メス腹面, B. キシノウエタテグモ (後疣亜目), メス腹面. 糸疣 (矢印) は, 中疣亜目のクモ類では腹部腹面の中央付近にあるが, それ以外のクモ類では腹部末端にある. スケール=5mm.

ムラグモ属 *Heptathela*, オキナワキムラグモ属 *Ryuthela* の 3 属に分けられている. 日本にはキムラグモ属 9 種 (小野 2009) が九州から沖縄諸島まで, オキナワキムラグモ属 4 種 (Tanikawa 2013a)

が沖縄諸島から西表島までそれぞれ分布しており (図 4), 沖縄諸島では両方の属のクモが見られる. 海外では, キムラグモ属が中国とベトナムにあわせて 24 種, ハラフシグモ属がラオス, タイ, ビルマ, マレーシア (半島), インドネシア (スマトラ島) にあわせて 49 種, それぞれ分布している (Platnick 2014 <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>). ハラフシグモ科のクモ類とよく似た姿の化石が古生代石炭紀の地層から発見されているので (Selden 1996), 現生のハラフシグモ類は生きている化石といえよう. この仲間の分散能力はとても小さいので, 地域集団間の遺伝的分化が予想され, その系統地理学的な研究成果は地史の研究にも大いに貢献するものと期待される. しかし, ハラフシグモ科のクモ類の系統に関する研究は, 外部形態によるもの (Haupt 2003) と, DNA の塩基配列を用いたもの (Tanikawa 2013b) が, それぞれ 1 件ずつあるだけで, まだ端緒についたばかりである. 集団の遺伝

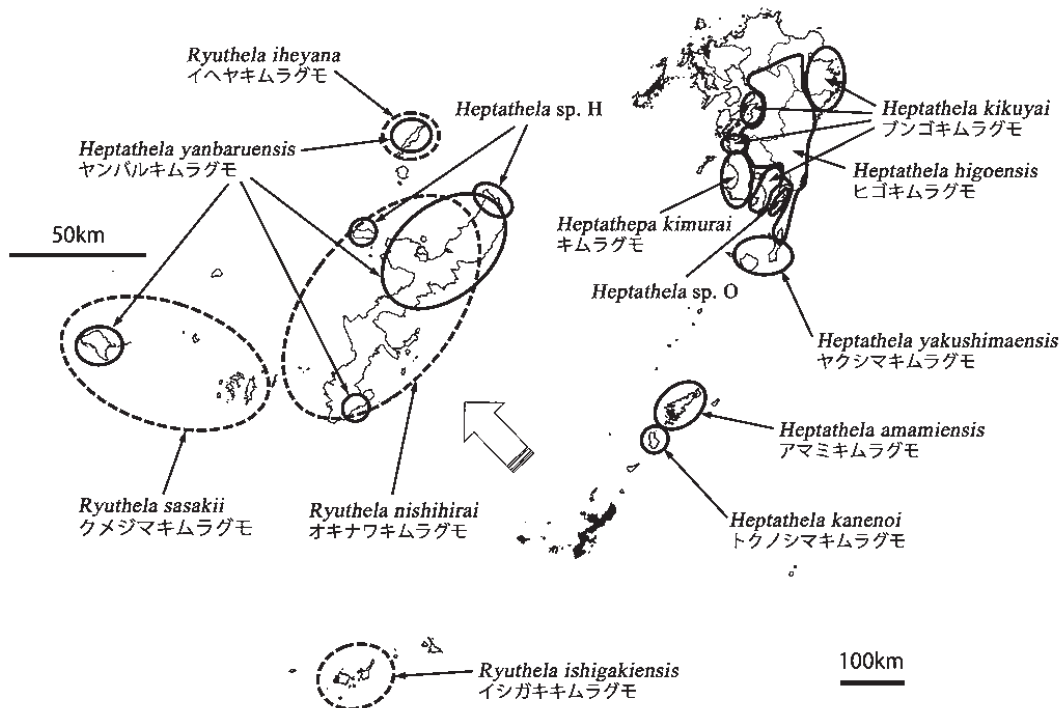


図 4. 九州から南西諸島にかけてのキムラグモ類の分布状態. キムラグモ属は実線で, オキナワキムラグモ属は破線で囲ってある. 種名は筆者の現時点での見解による. ここでは, 九州から記載されたヒトヨシキムラグモとヒュウガキムラグモとは筆者の仮説としてヒゴキムラグモに含めてある.

的分化が生じていることが予想される一方で、この仲間はみなよく似た形態をしており、形態分類をたいへんに困難なものにしている。ここでは、完結していない話ではあるが、未発表のデータも交え、これまでに得られたデータによって日本産のキムラグモ類の系統地理と種分類について述べたい。

1. キムラグモ類の系統関係

Haupt (2003) は、外部形態の27形質を用いて中疣亜目全体の系統関係を推定しているが、キムラグモ類の系統推定で意味を成している形質は10個のみで、そのうち9個はオスの触肢の形態である。ひじょうに限られた範囲の形質であるが、ハラフシグモ科のクモ類はみなとてもよく似た姿をしているので、これはしかたのないことである。とくにメスにおいては、この研究で使われている生殖蓋の特徴以外に解析に使える形態的特徴はないであろう。形態による解析を行うことができたのはオスの触肢器官が複雑な構造をしている(図5C)からであるが、逆にこのグループのオス触肢が複雑な構造をしているのが不思議なことでもある。キムラグモ類と同じように原始的な地中生活者であるトタテグモ類は、系統的にはキムラグモ類よりも派生的であると推定されているが、オス触肢はとても単純な形態をしており、種同定にも苦労するくらいである(図5D)。

外部形態による系統推定の結果(図6)では、日本産のキムラグモ属の姉妹群は中国のキムラグモ(この時には *Sinothela*, 現在は *Heptathela*

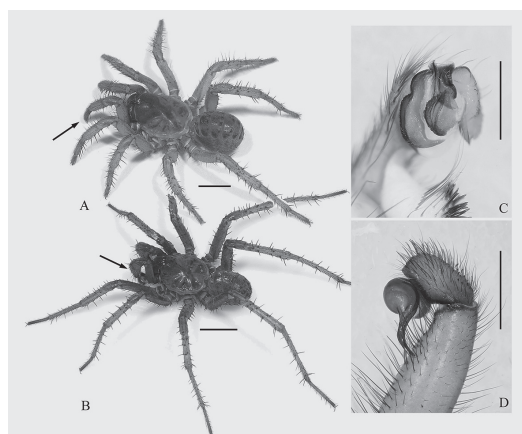


図5. A. ヤンバルキムラグモのメス, B. 同オス. C. ヤンバルキムラグモのオスの触肢先端の構造. D. キシノウエトタテグモのオスの触肢先端の構造. 矢印は触肢を示す. オスの触肢先端にはメスには見られない構造があり、移精器官としてはたらく。キムラグモ類ではトタテグモ類よりも複雑な構造が見られる。スケールはA, B = 5mm, C, D = 1mm.

にまとめられている)で、それらの姉妹群が香港とベトナム北部に棲むキムラグモ(この時には *Nanthela*, 現在は *Heptathela* にまとめられている), そしてそれらすべてをあわせたものの姉妹群にオキナワキムラグモ属が位置づけられている。すなわち日本にはかなり縁遠い2つの系統のクモが生息しているという推定結果であった。

この結果から、日本のキムラグモ属は中国のキムラグモ類からの派生系統であり、オキナワキムラグモ属については未知の接続経路を仮定し、南方に広く分布していた祖先からの派生系統では

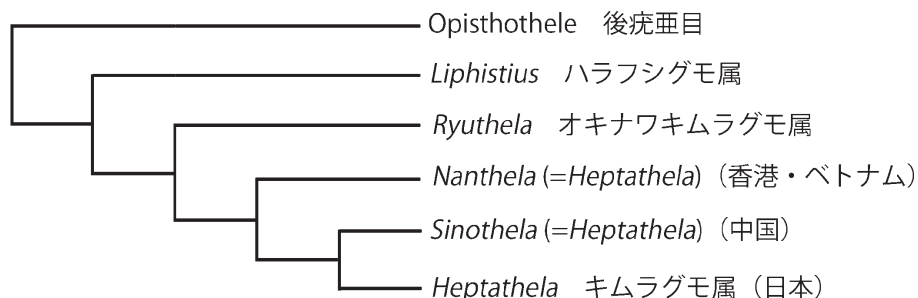


図6. 外部形態によって推定されたハラフシグモ科の系統関係。日本産のオキナワキムラグモ属とキムラグモ属とは姉妹群とはならない (Haupt 2003 をもとに作成)。

ないかと考察されている。日本のキムラグモ属のルーツが中国大陆というのにはまったく違和感はないが、オキナワキムラグモ属の由来に関してはどうも素直には受け入れがたかった。太古の時代には、琉球諸島からフィリピンやボルネオ、ジャワ、スマトラへと続く陸地のつながりがあった可能性も示されているので(木崎 2002)、あながちとんでもない予想ではないとしても、現時点でフィリピンやボルネオ、ジャワからはオキナワキムラグモ属あるいはその近縁のクモがまったく発見されていないことから、その可能性は低いように思う。いっぽうで、この系統推定に基づけば、オキナワキムラグモ属の由来についてはそのように考えざるを得ないので、この系統推定そのものに対して疑念を抱いたのである。

2. 分子形質による系統解析

はたして形態に基づく系統推定の結果は正しいのであろうか。その検証を主目的としてDNAの塩基配列による系統解析を試みた(Tanikawa 2013b, Tanikawa *et al.* 準備中)。推定に用いたのはミトコンドリアCOI遺伝子587塩基対(以下COI)と核28S-rRNA遺伝子697塩基対(以下28S)である。ここでは推定方法の詳細は省略するが、配列データはCOIのコドン内第1から第3の各ポジションと28S全体とのあわせて4つの領域に分け、それぞれについて塩基置換モデルを選択し、それらを比例混合モデルとして適用してベイズ推定によって行った。

推定の結果(図7)、日本のキムラグモ属の姉妹群は、中国のキムラグモではなくてオキナワキムラグモ属と推定された。中国のキムラグモはベトナムのキムラグモと姉妹群を形成し、それと日本のキムラグモ類とが姉妹群を形成した。すなわち、ハラフシグモ属と分岐した後のキムラグモ類は、最初に中国やベトナムのキムラグモ類の系統と日本のキムラグモ類の系統との2つの系統に分岐し、その後、後者がキムラグモ属とオキナワキムラグモ属とに分岐したと推定された。この推定結果に基づいて日本のキムラグモ類の由来に関して考えれば、形態での推定結果で想定されていた南方の未知の経路からの侵入については考慮しなくてす

む。すなわち両者の共通祖先が中国大陆のキムラグモと分岐したと考えられる。

琉球列島の動物の由来は、陸橋時代における南西側(台湾方向)あるいは北東側(九州方向)からの侵入や(大塚 2002)、大陸棚が陸地だったところからの遺存であると考えられている(諸喜田 2002)。同じクモ類で、中琉球の溪流に生息しているオオハシリグモ*Dolomedes orion*、南琉球に棲む近縁種イシガキアオグロハシリグモ*D. yawatai*、台湾や屋久島以北に生息するアオグロハシリグモ*D. raptor*での系統推定結果では、共通祖先からオオハシリグモがまず分岐し、そのちにイシガキアオグロハシリグモとアオグロハシリグモが分岐している(Tanikawa & Miyashita 2008)。これは新生代第四紀の琉球列島の形成の歴史を反映しており、共通祖先が陸橋を通して琉球列島内に分布を広げたのち、最初に他から隔離された中琉球でオオハシリグモが分岐し、のちに八重山諸島が隔離されてイシガキアオグロハシリグモが分岐したのだらうと考えられる。このように中琉球に生息するものが他の地域のものとは大きく異なる固有の集団に分化している例は、ハブ類(Tu *et al.* 2000)やクワガタ類(細谷・荒谷 2006)でも知られている。ひるがえってキムラグモ類では、キムラグモ属とオキナワキムラグモ属との2系統は中琉球(久米島、伊平屋島、伊江島、沖縄島)で混在しているので(図4)、これらは中琉球の隔離などの現象が起きる前にすでに分化していたようである。さらにキムラグモ類が台湾や韓国に生息していないことも、大陸と琉球列島との間の陸橋形成が、キムラグモの分布に対してはほとんど意味を持っていないことの表れであらう。

日本産のキムラグモ属とオキナワキムラグモ属のCOIのp距離(塩基が違っている座位数/全座位数)は、鹿児島県大隅半島産のキムラグモ属のクモと西表島産のオキナワキムラグモ属のクモとの間で最も大きく、その値は0.24である。これはとても大きな値で、節足動物のミトコンドリア遺伝子の進化速度0.015~0.023/mya(百万年あたり)(Brower 1994)から考えると、正確な年代を算出することができないとしても、その分岐がかなり古いことだけは確かであらう。仮にキムラグモ類

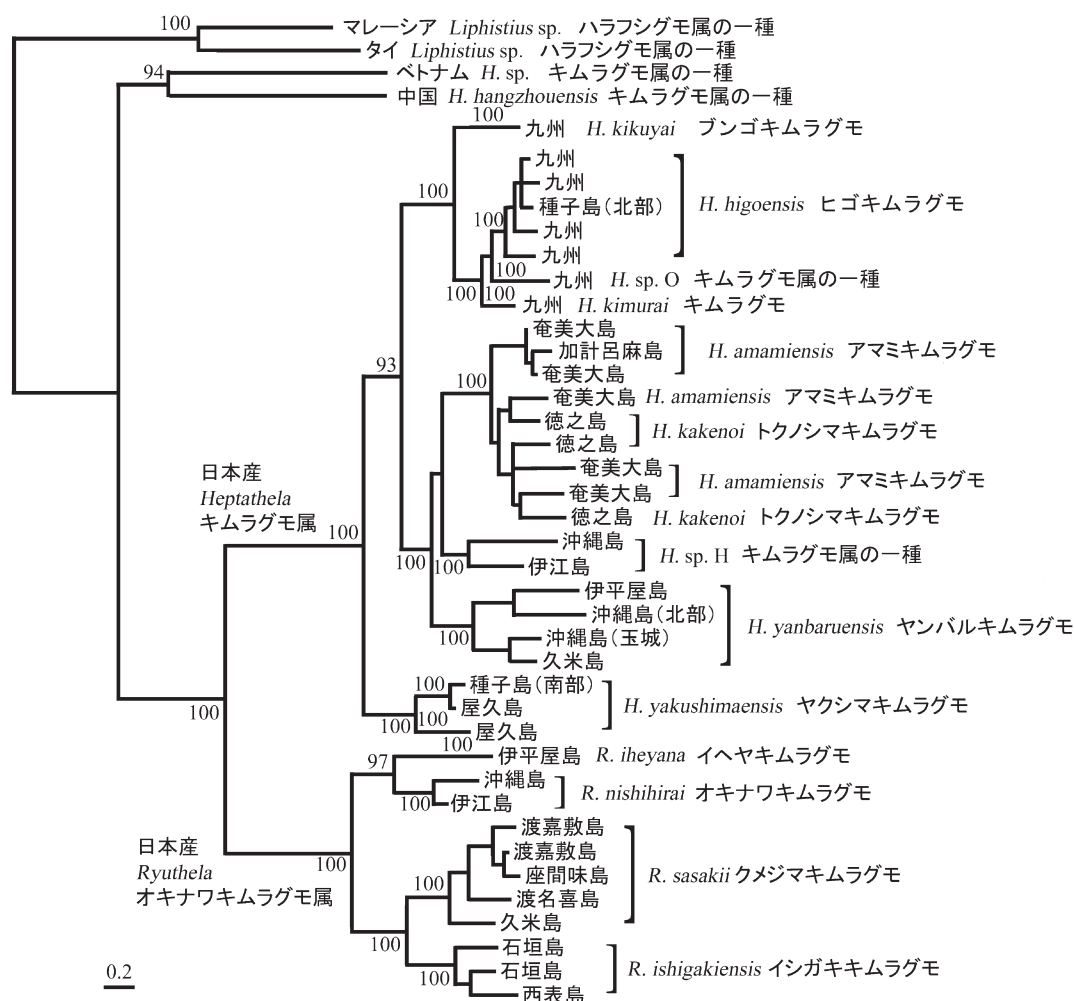


図7. キムラグモ類の系統関係。ミトコンドリアCOIと核28S-rRNAの配列データを用いてベイズ法によって推定した。日本産のオキナワキムラグモ属とキムラグモ属とが姉妹群となり、中国のキムラグモとベトナムのキムラグモとが姉妹群となる。マレーシアとタイのハラフシグモ属は外群。種名は筆者の現時点での見解による。各ノードの数字は事後確率。本文中での議論や筆者の見解による種にかかわる位置には入れてあるが、その他の部分は省略してある。

の遺伝子でも同じ進化速度だとすると、大きく見積もって1600万年前、小さく見積もっても1000万年前くらいのできごとと思われる。いずれにせよ、氷期と間氷期との繰り返しで、琉球列島が陸続きになったり、たくさんの島に分かれたりしたと推定されている新生代第四紀よりもさらに昔の話である。おそらくその時代、琉球列島のキムラグモ類の生息地は中国大陆の一部だっただろう(木村 2002)。そこで何らかの要因によってキムラ

グモ属とオキナワキムラグモ属とが分化した。そしてその両者の分布の境界は現在の沖縄諸島のあたりにあったのだろう。その後、キムラグモ類は、たくさんの島々に分かれていった琉球列島に遺存的に残ったものと思われる。すなわち、このあたりの陸地はキムラグモたちを乗せたまま大陸との隔離、島々への分断と再接続を繰り返して現在に至っているものと想像される。

琉球列島が大陸の東縁だった時代にすでに分布

していたものと考察されていた動物には、サワガニの仲間やケナガネズミ、アマミトゲネズミ (諸喜田 2002)、トカゲモドキの仲間 (Honda *et al.* 2014) などがあげられるが、キムラグモ類もそれらと同様の歴史を持っている生物の1例に加えることができる。中琉球に生息している準淡水産の魚介類についてもサワガニ類と同様の歴史を持つことが予想されるし、これまで新しい陸橋伝いに渡来したと考えられている動物でも、古いタイプのものはその由来について再検討する必要があるそうである (諸喜田 2002)。キムラグモ類と同様の穴居生活をし、比較的原始的な形態を残しているトタテグモ類についても同じような歴史を持つことが期待されたのだが、系統地理学的解析の結果はキムラグモ類とまったく別個の様相を呈していた (谷川 未発表データ)。キムラグモ類の系統地理学的特性は、クモ類の中でもキムラグモ類独特のもののである。

3. キムラグモ類の地理的分化

クモ類の多くは、小さな幼体のころにバレーニングと呼ばれる空中飛行 (出糸突起から出した糸を上昇気流にのせて長く伸ばし、それにぶら下がり飛行する) によって分散することが知られているが、トタテグモ類などの原始的な地中生活者は空中分散を行わず、歩行による分散をするだけである (Greenstone *et al.* 1987)。このために広範囲にわたる遺伝子流動は起こりにくく、結果として地域ごとに集団が分化している例が知られている (Bond *et al.* 2001)。キムラグモ類もバレーニングは行わないので (菊屋 1993)、分散能力は低く、同じような集団の分化が生じているものと予想された。各地から採集したキムラグモ類のCOIの塩基配列を解析してみると、実際にとても細かな地理的集団に分かれていることがわかった (Tanikawa 2013b)。これは、正確に言えばミトコンドリアの地理的な分化が確認されたということになる。ミトコンドリアは母系遺伝なので、真の集団の分化状態に迫るには、マイクロサテライトなど、ある程度速い進化速度をもつ核遺伝子を用いた解析もする必要があるが、それはまだ行われていない。また、キムラグモ類ではメスはほとん

ど移動しないのに対して、オスは成体になると住居の穴を出てメスを探して徘徊する (菊屋 1993, Haupt 2003)。したがって遺伝子流動の大部分はオスの徘徊に依存していると予想されるのだが、残念ながらオスの徘徊の範囲がどの程度なのかを解明した研究もまだない。

キムラグモ類の各系統の分布の様子においても、現在の地理条件とキムラグモ類の類縁関係に隔たりがあるようないろいろと興味深い点が見つかった。久米島から渡名喜島、慶良間諸島にかけて生息するクメジマキムラグモ *R. sasakii* は、沖縄島に生息しているオキナワキムラグモ *R. nishihirai* よりも、地理的にずっと離れている八重山諸島のイシガキキムラグモ *R. ishigakiensis* のほうに近縁である (図7)。沖縄島北端に生息している *H. sp. H* は同じ沖縄島に生息している *H. yanbaruensis* ヤンバルキムラグモよりも徳之島のトクノシマキムラグモ *H. kanenoi* や奄美大島のアマミキムラグモ *H. amamiensis* に近縁である (図7)。また、小規模なところでは、沖縄島の勝連半島のすぐ先にある宮城島のオキナワキムラグモは、勝連半島のクモよりも海を挟んだ北の対岸、金武のクモに近縁である (Tanikawa 2013b)。種子島の空港のあたりから南にはヤクシマキムラグモ *H. yakushimaensis* が生息しており、それより北にはヒゴキムラグモ *H. higoensis* が生息している。ヤクシマキムラグモの分布範囲は屋久島と種子島南部、ヒゴキムラグモの分布範囲は九州の広い範囲と種子島北部である (図4)。すなわち、ヤクシマキムラグモの分布範囲は種子島海峡に分断されており、ヒゴキムラグモの分布範囲は大隅海峡に分断されている。開聞岳の麓と南大隅町のブンゴキムラグモ *H. kikuyai* はごく近縁であるが、両者の分布域は鹿児島湾に分断されている (図4)。キムラグモ類は飛ばないので、いずれの例についても、現存の海峡はこれらの系統が分布を広げた後に生じたものと考えられ、海峡はそれぞれの系統グループの分布域を分断しているだけで、系統の分化を引き起こした隔離の要因ではない。系統の分化は現在の海峡が形成されるよりもっと古い時代のできごとなのである。

4. 種分類の再検討

さきに述べたように、キムラグモ類の歴史はとても古く、地域ごとに細かな集団の分化が起きている。そのいっぽうで、みなよく似ているので、認識できる小さな形態差が個体変異なのか種の違いを表すものなのかの判断がとても難しい。さらには、琉球列島では各系統がたくさんの島々にわかれて異所的な分布をしているので、とても厄介な存在である。生物の種の認識はきわめて難しい問題で、意見の対立をみることが多

いが、日本産キムラグモ類の種分類に関しても、2属2種 (Haupt 2003) と2属16種 (小野 2009) との大きな認識の違いがみられた。いったいどのように種を認識するのが妥当なのだろうか。クモ類のように両性生殖を行う動物では、種の境界線は生殖的隔離によって引くのがいちばん説得力のある方法だろうが、現実的にはそれはかなり難しい課題である。

4-1. オキナワキムラグモ属の種分類

オキナワキムラグモ属の種認識には、1種か (Haupt 2003, オキナワ) 7種か (小野 2009, オキナワ, イヘヤ, クメジマ, キタクメジマ, トカシキ, イシガキ, イリオモテ) との大きな違いがあった。これが異所的な集団を別“種”をとらえるか同種内の別“亜種”をとらえるかというだけの違いであればたいした問題ではないのだが、問題点はそれだけではなかった。まだ未調査の地域に見過ぎされている集団が残っている可能性と、材料標本の個体数が少ないために、実際には連続している変異を不連続なものとして見えている可能性とがあった。分類学的な検討をするにあたっては、各集団の変異の幅をとらえたうえで結論を出す必要がある。そこで私は、生息範囲全体からな

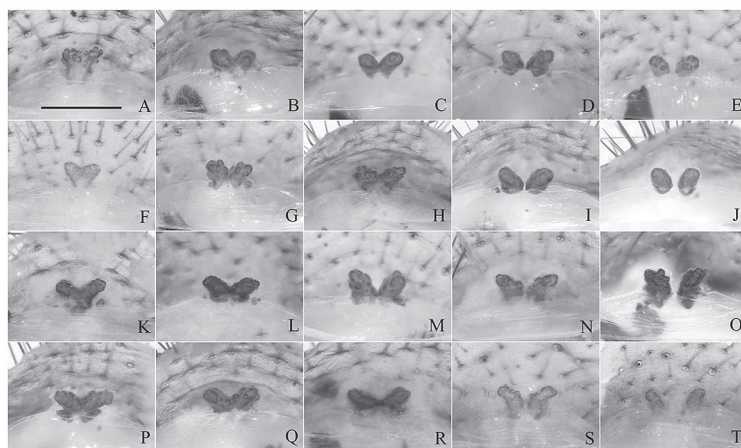


図8. クメジマキムラグモの貯精囊。久米島内の各地から採集したメスの標本を解剖し、プロテナーゼKによって不要な組織を分解してある。左右の貯精囊が融合しているものから接しているもの、完全に分かれているものまでさまざまな段階が見られる (Tanikawa, 2013a より)。スケール= 0.5mm

るべくたくさんの標本を集めて比較検討した。

クメジマキムラグモとキタクメジマキムラグモとはメスの貯精囊の数が1つか2つかとの違いに基づいて別種とされたが (Ono 1997), 久米島各地から採集したメスの標本を調べてみると、貯精囊の形態には大きな変異があり、1つか2つかという数の違いは、左右の貯精囊がいろいろな程度にくっついている中間段階の標本によって完全に連続してしまった (図8)。原記載では所検標本の数が少なかったために、連続する変異が不連続のように見えてしまっていたのである。イシガキキムラグモとイリオモテキムラグモ *R. tanikawai* についても、先の例と同様に貯精囊の形態の違いから別種とされたが (Ono 1997), やはり貯精囊の形態には変異があって明確なギャップは認識できなかった。キムラグモ類の貯精囊に大きな変異があることはすでに指摘されていたが (Haupt 2003), やはり分類形質としては信頼できないものであることが再確認された。そこで、もっぱらオス触肢の形態を頼りにすることにした。久米島から得られた標本は、オスの触肢の形態比較においてもグループ分けすることができなかったもので、キタクメジマキムラグモとクメジマキムラグモとは同種であると結論した (Tanikawa 2013a)。

また、渡嘉敷島から採集したトカシキムラグモ *R. owadai* のオスの標本もクメジマキムラグモのオスと区別することができなかったので、両者は同種であると判断した (Tanikawa 2013a)。トカシキムラグモの原記載 (Ono, 1997) では、オキナワキムラグモとの比較検討はされていたが、クメジマキムラグモとの比較はなされておらず、この両者が区別できないことが見過ごされていた。イシガキムラグモとイリオモテキムラグモに関しても、オス触肢の形態で区別することができなかったのも、同種と判断した (Tanikawa 2013a)。以上のように、オキナワキムラグモ属に所属していた7種のうち3種 (キタクメジマ, トカシキ, イリオモテ) を新参シノニムとし、オス触肢の形態で区別することができた残りの4種 (オキナワ, イヘヤ, クメジマ, イシガキ) を独立種とした (図4)。このように、私は形態差で区別できる異所的集団を別“種”として認識したが、これを同種内の別“亜種”と認識することももちろん可能である。しかし、それは分類階級の認識の違いであって、どちらが良いのかについての科学的判断基準はない。

その後発表されたベルリン博物館収蔵のハラフシグモ類の標本一覧 (Dunlop *et al.* 2014) では、イリオモテキムラグモとイシガキキムラグモとはオスの触肢で区別できる (小野 2009) として、イリオモテキムラグモをシノニムから復活させている。しかし、石垣島産のイシガキキムラグモのオスの標本には中間的なものが見られ、その差が連続する変異の一部であることを示している。とくに分けようとするときには、その形態差が真に離散的な差であることを、十分な数の標本を用いることによって確認する必要がある。

4-2. キムラグモ属の種分類

キムラグモ属のクモ類については、1種と認識するか (Haupt 2003, キムラ) あるいは9種と認識するか (小野 2009, プンゴ, ヒゴ, ヒュウガ, ヒトヨシ, キムラ, ヤクシマ, アマミ, トクノシマ, ヤンバル) との違いが見られた。こちらも再検討の対象として現在研究中であるが、まだすべての結論を出すまでに至っていないので、途中経過

の話となるが、これまでにわかったことを述べたい。

沖縄島のキムラグモ属については、北部にヤンバルキムラグモ *H. yanbaruensis* が生息していることが知られているだけであったが (Haupt 2003), 島内各地から採集してきた標本の COI と 28S の解析によって、沖縄島北端にはヤンバルキムラグモとは系統的にかなり隔たった集団 (HH) が存在することが明らかになった (図4, 6, *H. sp. H*)。この両者は外見でも何となく区別できる場合もあるが、どちらともいえない標本も多数ある。ヤンバルキムラグモと HH とは同じ島に生息しているので、混在地点が見つければ生殖的隔離の有無を直接調べるができるはずだ。そこで、沖縄島の北部を重点的に調査し、この2系統の分布状態を調べて同所的な生息地点を探した。形態的には正確に同定できないので、採集した標本を持ち帰って、COI をもちいた DNA バーコーディングによる同定を行った。このとき、ヤンバルキムラグモの基準産地から採集された標本を含む系統の標本をヤンバルキムラグモと同定し、他方を問題のクモ (HH) とした。47ヶ所から採集した210個体の標本は、ヤンバルキムラグモ175個体と HH35個体とに同定され、2ヶ所の同所的な生息地を探しあてることができた。いま胸をなでおろしているのは、ヤンバルキムラグモの基準産地が混在地でなかったことだ。さて、2ヶ所の混在地から採集した63個体の標本は、COI でヤンバルキムラグモ58個体と HH5個体とに同定された。その両者の間で核の28SとヒストンH3遺伝子 (H3) の塩基配列を比較したところ、28Sの2つの座位の塩基が、ヤンバルキムラグモのすべての標本でTのホモ接合であったのに対してHHのすべての標本ではCのホモ接合であった。また、H3の3つの座位の塩基が、ヤンバルキムラグモのすべての標本でC, C, Gのホモ接合であったのに対してHHではT, T, Aのホモ接合であった。もしも、ヤンバルキムラグモとHHとの間で交雑が起きればこれらの部分はヘテロ接合となるはずであるから、これは両者の間に交雑が起きていないことを示している。圧倒的多数のヤンバルキムラグモに囲まれている少数派のHHが独自の遺伝子構成を保持で

きていることは両者の間に確たる生殖的隔離が成立している証拠である。すなわち、この両者は生殖的に隔離された別種であると結論し、HHは新種として記載した (Tanikawa & Miyashita 2014)。

さて、沖縄島の南部や周辺の島々の採集調査の結果、沖縄島南端の玉城城跡、伊江島、伊平屋島、そして久米島にもキムラグモ属のクモが生息していることが新たにわかった。沖縄諸島では、本属のクモは沖縄島北部にしかいないと思い込んでいたので、これには驚いた。これらのクモはヤンバルキムラグモやHHとも、また互いの間でも地理的に隔離されているので、前に述べたオキナワキムラグモ属の場合と同じように、外部形態で判断を下さざるを得ない。外部形態の特徴で唯一あてになるオス触肢の形態を比較してみたが、これらをはっきりと区別できるような差を発見することはできなかった。COIと28Sの配列情報では、伊江島の標本はHHと同じ分岐群にまとめられ、玉城城跡、伊平屋島、久米島の標本はヤンバルキムラグモと同じ分岐群に含められた (図7)。そしてヤンバルキムラグモとHHとは生殖的に隔離した別種であることを解明することができていたので、伊江島の標本はHHと同種と判断し、玉城城跡、伊平屋島、久米島の標本はヤンバルキムラグモと同定した。すなわち、HHは沖縄島北端と伊江島に、ヤンバルキムラグモは沖縄島北部と南端、伊平屋島、久米島にそれぞれ地理的に隔離した分布域を持っている (図4)。そして沖縄島北端を除いて、そのほぼ全域にオキナワキムラグモ属の3種、オキナワキムラグモ、イヘヤキムラグモ、クメジマキムラグモがそれぞれの分布域を持っている。2属5種が見られる沖縄諸島は、キムラグモ類のホットスポットといえるだろう (図4)。

さて、ヤンバルキムラグモとHHとの場合と同じやり方で結論を出すことができたのが種子島のキムラグモ類である。種子島各地から採集した標本のCOIと28Sとの配列情報を解析したところ、種子島南部から得られた標本は西隣の屋久島に生息するヤクシマキムラグモ *H. yakushimaensis* と同じ分岐群に含められ、北部から得られた標本は九州に生息するヒゴキムラグモ *H. higoensis* と同じ分岐群にまとめられた (図7)。ヤクシマキムラ

グモの系統とヒゴキムラグモの系統との分布境界は、種子島海峡でもなく大隅海峡でもなく種子島空港の少し北にあるのだ。オス触肢の形態の比較では、南部の標本とヤクシマキムラグモとは区別することができず、北部の標本とヒゴキムラグモとは区別することができなかった。いっぽうで、南部のクモと北部のクモの間では、ごくわずかな形態差によって区別することができた。わずかな形態差をもって別種とすると、こんな違いで分けてしまうのかという疑念が湧くし、差がわずかなだから同種だとすると、見分けられるのに同種にするのかという疑念が湧く。沖縄島でのヤンバルキムラグモとHHの場合と同じように、この両者の混在域を見つけることができれば、生殖的隔離について調べることができる。そうすればもっと納得のいく結論が出せるだろう。種子島空港のすぐ北の地域での採集調査によって、運よく2ヶ所の混在地を見つけ出すことができた。そして混在地点から採集した南部系の標本28個体と北部系の標本8個体とは、28Sのいくつかの座位がそれぞれ違う塩基のホモ接合で固定されており、それらの座位がヘテロ接合の個体は発見されなかった。すなわちヤンバルキムラグモとHHとの場合と同様に、南部のクモと北部のクモとは生殖的に隔離している別種であるという証拠をつかむことができた。さて、種子島と屋久島、種子島と九州の間はそれぞれ海で隔てられているので、南部のクモとヤクシマキムラグモ、北部のクモとヒゴキムラグモとの間の関係についてはもはやこれ以上打つ手はない。そこで、オキナワキムラグモ属での判断と同様に、形態で見分けることができないので同種、すなわち、南部系のクモはヤクシマキムラグモ、北部系はヒゴキムラグモと結論した。

さて、残っている課題は奄美大島と徳之島、そして九州に生息しているキムラグモ類である。奄美大島のクモはアマミキムラグモ *H. amamiensis*、徳之島のクモはトクノシマキムラグモ *H. kanenoi* とされているが、COIと28Sでの解析ではどちらも多系統群であることが示されている (図7)。九州からはキムラグモ *H. kimurai*、ヒゴキムラグモ、ブンゴキムラグモ *H. kikuyai*、ヒュウガキムラグモ *H. yaginumai*、ヒトヨシキ

ムラグモ *H. nishikawai* の 5 種が記載されているが (小野 2009), それぞれの種を区別する標徴として挙げられている形態差は, DNA 情報によって認識される同一の系統群内にあわせて見られることから, 集団を区別するものではなく, 集団内の変異であると判断している. すなわち, 九州に生息するキムラグモ類の各集団は形態では区別することができない. これらについては, 採集した標本を DNA 情報で系統群に分け, 異系統群の混在地点を見つけ出して核 DNA を比較しようと計画しているが, 現状では, その混在地点がなかなか発見できないでいる. この先も難航するに違いないが, なんとか自分なりに納得のできる結論を出したいところである.

キムラグモ類の研究を行うにあたり, 研究上のアドバイス, 野外での調査, 標本の提供などで次の方々にたいへんにお世話になった. ここに厚くお礼申し上げる. 宮下直, 新海明, 入江照雄, 緒方清人, 栗山武夫, 桑田隆夫, 小池直樹, 佐々木健志, 島田展人, 須黒達巳, 立田晴記, 馬場友希, 本田佳子, 八幡明彦, 吉尾政信, Booppa Petcharad, Komson Hongpadharakiree, Mi Xiao-Qi, Shuqiang Li. 本研究の一部は JSPS 科研費 18916031, 20918018 の助成を受けて行った.

引用文献

Bond, J. E. *et al.* 2001 *Mol. Ecol.* **10** : 899-910.

- Brower, A. V. Z. 1994 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **91** : 6491-6495.
- Dunlop, J. A. *et al.* 2014 *Arachnologische Mitteilungen*, **47** : 35-40.
- Greenstone, M. H. *et al.* 1987 *J. Arachnol.* **15** : 163-170.
- Haupt, J. 2003 *Zoologica* **154** : 1-102.
- 細谷忠嗣・荒谷邦雄 2006 昆虫と自然 **41** : 5-10.
- Honda, M. *et al.* 2014 *Zool. Sci.* **31** : 309-320.
- 菊屋奈良義 1993 『キムラグモ環節をもつ原始のクモ』, 八坂書房, 211pp.
- 木崎甲子郎 2002 『琉球弧の成立と生物の渡来』, pp. 13-16. 沖縄タイムス社.
- 木村政昭 2002 『琉球弧の成立と生物の渡来』, pp. 19-54. 沖縄タイムス社.
- 大塚裕之 2002 『琉球弧の成立と生物の渡来』, pp. 111-127. 沖縄タイムス社.
- Ono, H. 1997 *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo* **23** : 149-163.
- 小野展嗣 2009 『日本産クモ類』, pp. 78-83.
- Selden, P. A. 1996 *Rev. Suisse Zool. vol. hors sér.* **2** : 585-596.
- 諸喜田茂充 2002 『琉球弧の成立と生物の渡来』, pp. 163-173. 沖縄タイムス社.
- Tanikawa, A. 2013a *Acta Arachnol.* **62** : 41-49.
- Tanikawa, A. 2013b *Acta Arachnol.* **62** : 33-40.
- Tanikawa, A. & Miyashita, T. 2008 *Acta Arachnol.* **57** : 19-35.
- Tanikawa, A. & Miyashita, T. 2014 *Acta Arachnol.* **63** : 65-72.
- Tu, M. C. *et al.* 2000 *Zool. Sci.* **17** : 1147-1157.