

Trends in Ecology and Evolution 24 (8), August 2009, pp 456-465

## Madagascar as a model region of species diversification

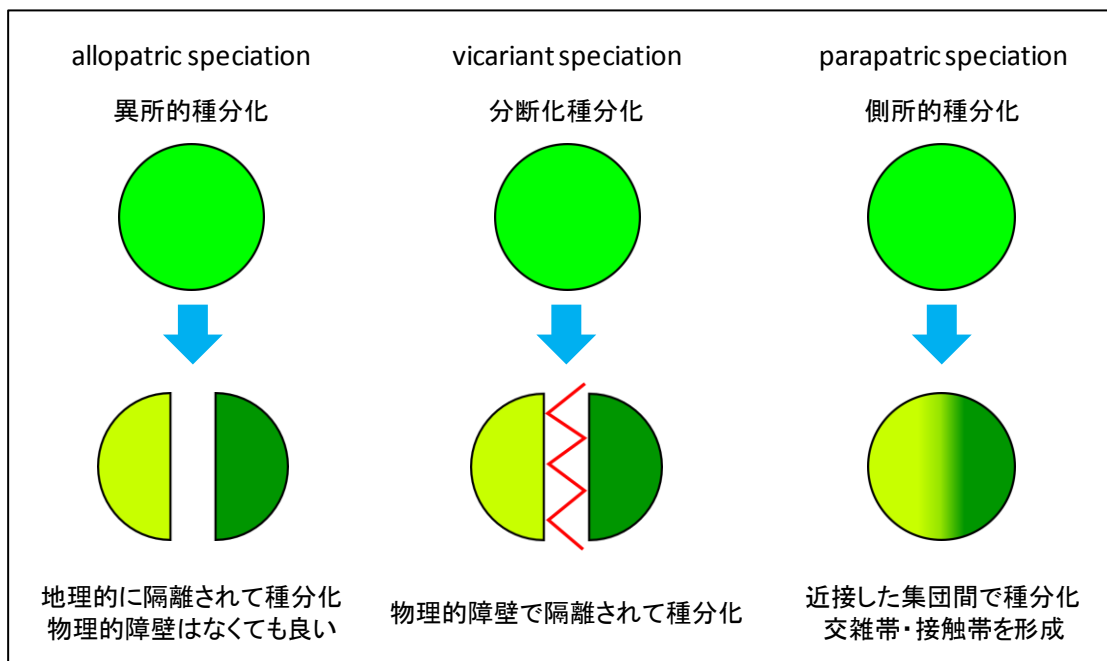
M Vences, KC Wollenberg, DR Vieites and DC Lees.

### abstract

熱帯の生物相は進化的な多様化のメカニズムを研究するための優れた材料であるが、生物相の多様化のプロセスはまだよくわかっていない。熱帯地域における生物多様性のパターンと多様化のプロセスは、マダガスカルにおける研究によって補完されてきた。本論文では、マダガスカルの動物相における多様性のモデルと多様化のメカニズムをレビューし、そのモデル・メカニズムの検証の全体像について議論する。マダガスカルは、隔離によって進化した多様な生物相を有しており、急な環境勾配、様々な分類群における局所的な固有性、幾多の進化・放散によって特徴づけられる。これらの特徴は、種の多様化におけるパターンとプロセスの研究を進める有望なシステムとしてマダガスカルを位置付けている。

### glossary

- speciation pattern : 種分化のパターン



- microendemism : 局所的固有性  
狭い分布域に多くの種が分布していること。

- **Mid-domain effect (MDE) : 中間地帯効果**

様々な分布域を持つ種をある地域にランダムに配置すると、その地域の地理的中心で分布域が重なり合うことで種の豊富さが最も大きくなること。この現象は、幾何学的な証明によって説明でき、特に要因を考えなくともある地域の中心で種の多様性が最も高くなる(右図 Colwell & Lees 2000 *TREE*)。ある地域 (domain) は島、大陸、山の高度、海の深度など様々なものを想定でき、MDE に従えば、緯度クラインの中心にある熱帯では種多様性が高くなると予想される。

- **Taxonomic inflation 分類群の膨張**

分類群の新発見以外のプロセスによる急速な記載種 (学名) の数の増加。分類学的な再検討や新しい種概念 (e. g. 系統学的種概念) の導入などによって、亜種以下の分類群が格上げされたり、既存の集団が種として認識されることによって生じる。霊長類では系統学的種概念の導入によって Taxonomic inflation が生じた(右図 ; Isaac et al. 2004 *TREE*)。

## **Species diversification in the tropics**

- **様々な種形成**

- ・ 過去 15 年の間で「種とは何か？」という定義に様々な議論
- ・ 異所的⇔同所的、段階的⇔瞬間的、非適応⇔適応的 (性選択と生態的適応)
- ・ これら様々なプロセスの相対的な頻度や原動力は論争中

- **熱帯は世界の生物多様性のほとんどを含んでいる**

- ・ 熱帯のファウナ (動物相) は非常に多様化…アマゾン、アフリカ、豪州湿潤林 etc...
- ・ 熱帯 (種分化 : 多、絶滅 : 少) は世界の生物多様性の多くの部分を担う  
→ 種多様化のパターンとプロセスを研究する優れた材料
- ・ 特にマダガスカルは種の多様化研究のモデルとなりうる  
マダガスカルを中心に種の多様化のメカニズムについてレビュー

## **Microendemism and species richness in Madagascar**

- **マダガスカルは世界レベルの生物多様性保全のホットスポット**

- ・ 豊富で固有なフロラ (植物相) とファウナ (動物相)  
驚異的な固有種率  
両生類 = 100 %、陸生哺乳類 = 100 %、鳥類 = 44 %、蝶類 = 74 %、植物 ≥ 90 %
- ・ 新生代 (6,550 万年から現在にかけて) にアフリカからの移入系統が固有化
- ・ 古い系統が適応放散、多くが局所的固有 (microendemism)
- ・ 高次分類群でも固有分類群へ分化

- マダガスカル在来の両生類のうち、24 属中 23 属、4 科中 1 科がマダガスカルに固有
- 空間的な種のターンオーバー（入れ替わり）が大きい
- マダガスカル在来の両生類のほとんどの種は島内でも非常に限られた場所に生息

- **近年の新種発見と分類学的インフレーション**

- 過去 20 年にマダガスカル産の動植物で多数の新種が記載された
- 一部の分類群は Taxonomic inflation によるものかもしれない (ex. レムール)
- 過去 10 年で両生類の種数は激増  
形態・行動・系統すべて分化した種が多い … No Taxonomic inflation

- **分類・系統学におけるマダガスカルのメリット・デメリット**

- 分類が不安定…種の多様化研究を阻害
- 通常は放散した分類群のタイプ産地が各地に分散…種の多様化研究を阻害  
⇨マダガスカルは一つの「島」であり、一つの「国」  
集中した分類・系統学検討が可能

## **Madagascar as a testing ground for patterns of spatial species richness and turnover**

- **マダガスカルの地史と地理**

- マダガスカルは進化的・生物地理的に強く隔離…種の多様化パターンの好材料  
過去 8,000 万年から 9,000 万年間、大陸との接続なし…長い隔離の歴史  
⇨ボルネオやニューギニアは 2,300 万年前まで大陸と接続
- 緯度軸に沿った、標高が 1,000 m 以上の中央高原 (Fig1. a)  
最大標高 2,900 m の北部・中央部・南部の山塊 (Fig1. a)
- 東からの貿易風…山脈の東側で多量の降雨、北東から南西にかけて降雨勾配
- 熱帯域から亜乾燥域にかけて、バイオマスやバイオーム（植物群系）が極端に変化  
東部の降雨林、中央部の草原、西部の乾燥落葉樹林、南西部のトゲ林 (Fig1. d)  
過去 800 万年の間、草原と樹林のランドスケープモザイクが形成  
植生の構造は、バイオームごとに非常にユニーク
- 降雨パターンがアフリカ熱帯やボルネオに比べて予測しづらい  
→特定の生活史の進化、果実食動物が稀などの特徴に反映？

- **マダガスカルの種の豊富さの分布**

- ファウナとフロラの多様性のパターンはバイオマスと関連

- 種の豊富さは東部の降雨林で高く、中央部の草原で低い
- ・ 降雨林の中でも種の豊富さは不均一  
標高と緯度の間地点で多様性がもっとも高い  
⇨低緯度で多様性が高くなるという一般的予測と矛盾？
- **マダガスカルの種の豊富さと MDE**
    - ・ 島内東部の緯度の間地点で最も多様性が高い
    - ・ MDE (Mid-domain effect) で説明可能？ (Fig1. c)
    - ・ MDE による説明は種の豊富さや進化の歴史に関して、環境の影響を排除可能
    - ・ MDE とその拡張 (ただし、論争も多い仮説)
      - 1 次元 (Colwell & Lees 2000)
      - 2 次元 (Jet & Rahbek 2002)
      - 3 次元 (VanDerWal et al 2008)
    - ・ パッチ状分布 (Connolly 2005)
    - ・ マダガスカルで示された例  
e.g. Lee & Colwel (2007) *Ecol. Lett.*
    - ・ マダガスカルは MDE が最もよく当てはまった地域  
→MDE という多様性を説明する新しい仮説を検証する好材料
  - **多様性を説明する様々なモデルと必要な研究**
    - ・ 種の豊富さやその維持、種の空間分布を説明する様々な仮説  
気候の安定性とエネルギー量 (e.g. Jansson & Davies 2008)  
地形的なハビタットの複雑さ (e.g. Fjeldsa & Lovertt 1997)  
種の系統 (e.g. Smith et al. 2007; Crisp et al. 2009)  
島やバイオームの面積 (e.g. Kreft et al. 2008)  
ハビタットのサイズと分断化 (e.g. Vallan 2000)
    - ・ マダガスカル…地理的隔離、固有種の適応放散、個々のバイオームのユニークさ  
→これら様々なモデルを検証する好材料
    - ・ 解像度の高い種の分布データと新手法を用いた研究が望まれる  
ecological niche modeling や古気候・古生態、分子系統のデータ  
→バイオームの拡大・縮小の復元、レフュージア (逃避地) の解析
  - **マダガスカルにおける種組成の空間的非類似性**
    - ・ マダガスカルの高い局所固有性 (microendemism) の由来の検証が必要
    - ・ 局所固有性は特定の環境への特殊化? …熱帯では割と典型的
    - ・ 種の分布の非類似性モデリングによる解析

- 空間的ターンオーバーが大きい (Allnutt et al (2008) *Conserv. let.*)
- ・ モデル解析 (客観的) はマダガスカル生物地理境界の定義に役立つ  
⇨従来は大御所の意見によってゾーニング (主観的)

## Mechanisms of species diversification in Madagascar

- **マダガスカルの環境の複雑性**
  - ・ マダガスカルは種の多様化の実験場
  - ・ 様々なバイオーム、気候的・生物的不均一性、標高差 etc. . .  
島をいくつかのサブユニットに分割、一番大きな違いは湿潤な東部と乾燥した西部  
島の北部では乾燥ハビタットと湿潤ハビタットがモザイク状に混合
- **マダガスカルの局所固有性が成り立つメカニズム**
  - ・ 生物気候学的なゾーニングは様々な分類群に共通のパターンを生み出しうる
  - ・ マダガスカルの局所固有性を説明する様々なメカニズムが存在  
そのメカニズムのレビューとほかの熱帯地域との比較

## *Ecogeographic constraint and montane refugial diversification*

- **東西の分布パターン：湿潤 vs. 乾燥**
  - ・ マダガスカルの種形成：湿潤⇨乾燥という不均一性が作用  
→Ecogeographic Constraint：生態地理的制限 (Box 1.a)
  - ・ 生態地理的制限による種分化は適応的とされている
  - ・ 異所的種分化にも見えるが東西の気候区分は隣接  
→側所的種分化かもしれない、交雑帯の形成の可能性
  - ・ 東西の分化は必ずしも適応的ではない  
→西部に隔離分布する湿潤林レフュージアで分化した可能性 (Box 1.b)  
一部の両生類・爬虫類でこのパターン
- **南北の分布パターン：山岳レフュージアの可能性**
  - ・ *Microcebus* (ネズミキツネザル) の分子系統は南北型の分化
  - ・ 広域分布する爬虫類でも南北型の種内系統
  - ・ このパターンをつくる要因…大きな山岳の存在  
北部の山岳：現在よりも乾燥していたところに湿潤林のレフュージアだった可能性
  - ・ 山岳の役割…山岳レフュージア (Box 1. e) + 標高に沿った適応進化？  
標高に沿った適応進化はほかの地域では報告あり、マダガスカルではあまりない
  - ・ 山岳は新しい種や系統を生み出して、分散させるポンプ？ (Smith et al. 2007)

さらには、新しい地域的な適応放散のトリガー？ (Wollenberg et al. 2008)

### *The role of rivers and watersheds in diversification*

#### ● 河川による地理的障壁

- ・ 渡河できない種にとって河川は障壁 (Box 1. c, d)
- ・ 河川障壁の強さは上流で小さい (河川幅が狭くなる)  
→河川幅が最大となる低地では強い地理的障壁？
- ・ レムール類の多くは河川で分断、亜種レベルの種分化

#### ● 河川流域メカニズム：河川周辺のレフュージア機能

- ・ 河川流域メカニズム：最近の新しい仮説
- ・ 乾燥していた時期に、森林は河川の周辺に帯状に分布→帯状のコリドー (Box 1. f)  
→河川を伝った分布拡大により固有性が低下する？
- ・ 森林のパッチは乾燥地帯によって分断される  
→乾燥地障壁 (Box 1. g)  
→河川周辺に隔離された森林で種分化がおこる？
- ・ 主に低地林に適応した分類群がターゲット  
cophyline frogs の多様性や固有性が高い場所  
→河川流域メカニズムで説明できそうな場所もある
- ・ レムールの分化パターンは河川流域メカニズムと河川障壁メカニズムの組み合わせ？
- ・ まだ、はっきりしない部分が多いので、さらなる分子系統解析が望まれる

### **Establishing a new model region**

#### ● マダガスカルの多様化メカニズムの特徴

- ・ マダガスカルで見出されている多様化メカニズム…とりわけ新しいものはない  
異所的・側所的種分化…適応勾配の研究は多数  
河川障壁や山岳レフュージア…ほかの地域でもよく研究・議論がされている  
河川流域メカニズムは森林の分断化が前提…河川レフュージア説と似ている
- ・ 多様化プロセス検証のモデルとしてのマダガスカル：様々な議論による位置づけ

#### ● マダガスカルにおける多様化研究のアドバンテージ

##### ① バックグラウンドが単純

- ・ 南北に長い島 (降雨林帯は線形)、赤道をまたがない、バイオーム間の違いが顕著  
レフュージアになりうる場所が限られている
- ・ アマゾンなどの他の地域は過去の生物の移出入が複雑…バックグラウンドが複雑

アマゾンには潜在的なレフュージアに囲まれている

アマゾンは南部アメリカや中央アメリカなど他の地域と接続

② 多くの分類群が固有種の適応放散からなる

- ・ それぞれのグループ内での系統関係やバイオームへの保守性を考えやすい
- ・ 複数回の移入や研究地域外での種分化など複雑な要因がない

③ 種数と固有系統の多さ

- ・ 地理的な線形性という点ではオーストラリアの湿潤熱帯に似るが10倍以上の種が分布  
e.g. 魚類を除く脊椎動物：マダガスカル = 1,100種、オーストラリア = 181種
- ・ 様々な分類群を繰り返しにすることで、進化・多様化の一般化が可能

● 絶滅のメカニズムの研究も可能

- ・ 地中の炭や化石の記録…更新世のバイオームの拡大・縮小を示している  
→ハビタットの「縮小・分断化⇔拡大・接続」の繰り返し
- ・ 絶滅の生じるメカニズムと絶滅にいたる時間を研究するのもよいシステム
- ・ 森林の分断化による高い絶滅率と遺伝的分化を示した例もある

● 社会的なアドバンテージ

- ・ マダガスカル：「生物地理的境界」 = 「政治的境界」  
研究のサポートがしやすい  
保全への提言もしやすい

## Future research perspective

● マダガスカルにおける種多様化研究の今後

- ・ 他地域で見いだされたものを含め、様々な仮説を統合するのに機は熟している
- ・ 今後は、空間モデリングやベイズ統計など最新の統計手法を導入すべき  
種の分布拡大の「方向」と「大きさ」の追跡  
相対的・絶対的な系統の分岐の深さの推定
- ・ メカニズムの解明→多様性と固有性の分布パターンの予測
- ・ 以下の3つのアプローチが有効かもしれない

① 多様化メカニズムの時間構成

- ・ 系統の分岐の深さは、古気候学・古生態学的なイベントと一致すべき  
系統の分岐は何かしらトリガーとなるイベントと関連しているか？
- ・ マダガスカルの様々な動物グループでの、姉妹種の分岐年代のデータはまだない
- ・ 過去のバイオームの拡大・縮小の推定に有効な古気候モデリングが必要
- ・ 全球スケールの気候変動が、局所環境に与える影響の評価が必要

② 植物の多様化メカニズム

- ・ 植物の分布データはかなり蓄積しているが、植物の系統・多様化の研究は不足

③ 種分化の異所的・側所的モデルの検証

- ・ マダガスカル種の種分化研究のほとんどは分断化分化を想定
- ・ 島は異所的種分化に適している一方で、環境勾配のあるところは側所的？
- ・ 種の豊富さの勾配、レフュージアや適応の役割など議論の中心的課題を検証できる
- ・ 単純に島のモデルではなく、大陸まで含んだ種の多様化研究のモデルになりうる