

〈特集：日本産爬虫両生類の分布を巡って〉

日本産トカゲ・陸生ヘビ類の地理的分布の概要といくつかの話題

岡本 卓^{1,*}・栗田 和紀²・徳田 龍弘³・竹内 寛彦⁴¹ 606-8502 京都市左京区北白川追分町 京都大学大学院理学研究科動物学教室² 261-0014 千葉県千葉市美浜区若葉 2-10-1 千葉県立保健医療大学健康科学部³ 005-0021 北海道札幌市南区真駒内本町 7-4-27 ばい・かだ WILD PHOTO⁴ 252-0880 神奈川県藤沢市亀井野 1866 日本大学生物資源科学部一般教養

Topics on the geographic distributions of Japanese lizards and terrestrial snakes

By Taku Okamoto¹, Kazuki Kurita², Tatsuhiko Tokuda³, and Hirohiko Takeuchi⁴¹ *Department of Zoology, Graduate School of Science, Kyoto University,
Kitashirakawa-Oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan*² *Faculty of Healthcare Sciences, Chiba Prefectural University of Health Sciences,
2-10-1 Wakaba, Mihama-ku, Chiba 261-0014, Japan*³ *Baikada WILD PHOTO, 7-4-27 Makomanaihonncho, Minami-ku, Hokkaido 005-0021, Japan*⁴ *College of Bioresource Sciences, Nihon University, 1866 Kameino, Fujisawa City, Kanagawa 252-0880, Japan*

本稿では、日本国内に自然分布するトカゲ類と陸生ヘビ類の地理的分布について、既知の情報をレビューする。はじめに全体像を概観し、興味深いトピックとしてトカゲ属の複雑な分布と北海道のトカゲ・ヘビ類の分布について論じる。本稿における「トカゲ類」は、所謂ヤモリ類（ヤモリ科、トカゲモドキ科）を除くトカゲ亜目を指す。原則として日本爬虫両棲類学会（2021）の分類体系に従い、それ以降の分類の変更については、適宜本文中で言及する。尚、国内に分布するトカゲ・ヘビ類のうち人為分布またはその疑いが強い種・集団には、本稿では言及しない。

1. 日本産トカゲ・陸生ヘビの地理的分布の特徴：3つの動物地理要素

この節では、日本産トカゲ・陸生ヘビ類の

地域ごとの種・亜種構成を概観する。現行の分類体系では、国内に自然分布するトカゲ・ヘビ類は、種・亜種レベルでは約86% (52/60種・亜種) が日本固有である。このうちのいくつかは亜種として固有で、国外に同種集団が分布する。種としての固有率は、約75% (41/55種) となる。日本産爬虫両生類には、八重山諸島・宮古諸島（以下「南琉球」）、奄美諸島・沖縄諸島（以下「中琉球」）、北海道・本州・四国・九州とその周辺島嶼（以下「日本列島」）の3地域にそれぞれ高い固有性が認められ（例えば、Hikida and Ota, 1997; Ota, 1998; Okamoto, 2017）、トカゲ・ヘビ類に限ってもこれら3地域の高い固有性が認められる。本節では、これら3固有域を中心に種・亜種の分布を概観する。尚、本節における「南琉球」「中琉球」「日本列島」の範囲は、概ね図1のように定義する。

*責任著者



図1. 本稿で用いる南琉球，中琉球，日本列島のそれぞれの範囲とその構成要素．本文中で言及する重要な地名は適宜示してある．

1.1. 南琉球の固有種・亜種

南琉球には21の種・亜種が固有分布する(表1)．その多くは台湾や中国南部(以下，「中国」は大陸中国を指す)に近縁種ないし同種の別亜種を持つ(Okamoto, 2017)．トカゲ・ヘビ類の種構成において，南琉球の中でも与那国島，石垣島・西表島とその近隣島嶼，宮古諸島の3地域それぞれにある程度の固有性が認められる(Ota, 1998; 疋田, 2003; Okamoto, 2017)．これら3地域すべてに分布するものはキシノウエトカゲとサキシママダラのみで，宮古諸島と石垣・西表に共通するものはサキシマスベトカゲ，サキシマキノボリトカゲ，サキシマスジオ，サキシマパイカダである(表1)．これらを除くと，南琉球内の3地域の種・亜種同士が単系統群を構成するケースはほとんど無く，後述するサキシマスベトカゲ・ヨナグニスベトカゲが

唯一の例外である．与那国島，石垣・西表，宮古諸島の固有性は，南琉球の中での地理的隔離により生じたものではなく，それぞれの系統が別個に台湾や中国南部の姉妹群との間で分化して生じたのであろう．

これら3地域のうち与那国島は，一見固有率が高いものの，いずれの固有種・亜種も隣接する台湾または石垣・西表に姉妹種もしくは同種の別亜種を持つ．一方，宮古諸島の種構成は，Ota (1998) が指摘しているように，隣接する石垣・西表と共通のものと遠隔地に姉妹群を持つものが混在することに特徴づけられる．ミヤコカナヘビの近縁種は台湾(*Takydromus stejnegeri*)と中国中～南部(*T. septentrionalis*)に分布し(Ota et al., 2002; Lin et al., 2002; Lue and Lin, 2008)，ミヤコヒバアの姉妹群はガラスヒバアの久米島・沖縄島集団と推定されている(Kaito and Toda,

表 1. 南琉球要素の種・亜種の分布域および地域ごとの種・亜種数と固有率.

和名	学名	与那国島	石垣島・西表島	宮古諸島
ヨナグニキノポリトカゲ	<i>Diploderma polygonatum donan</i>	○		
ヨナグニシュウダ	<i>Elaphe carinata yonaguniensis</i>	○		
ミヤラヒメヘビ	<i>Calamaria pavementata miyarai</i>	○		
ヨナグニスベトカゲ	<i>Scincella dunan</i>	○		
キシノウエトカゲ	<i>Plestiodon kishinouyei</i>	○	○	○
サキシママダラ	<i>Lycodon rufozonatus walli</i>	○	○	○
サキシマスベトカゲ	<i>Scincella boettgeri</i>		○	○
サキシマキノポリトカゲ	<i>Diploderma polygonatum ishigakiense</i>		○	○
サキシマスジオ	<i>Elaphe taeniura schmackeri</i>		○	○
サキシマバイカダ	<i>Lycodon multifasciatus</i>		○	○
インガキトカゲ	<i>Plestiodon stimpsonii</i>		○	
サキシマカナヘビ	<i>Takydromus dorsalis</i>		○	
ヤエヤマタカチホヘビ	<i>Achalinus formosanus chigirai</i>		○	
イワサキセダカヘビ	<i>Pareas iwasakii</i>		○	
ヤエヤマヒバァ	<i>Hebius ishigakiensis</i>		○	
サキシマアオヘビ	<i>Cyclophiops herminae</i>		○	
イワサキワモンベニヘビ	<i>Sinomicrurus iwasakii</i>		○	
サキシマハブ	<i>Protobothrops elegans</i>		○	
ミヤコカナヘビ	<i>Takydromus toyamai</i>			○
ミヤコヒメヘビ	<i>Calamaria pfefferi</i>			○
ミヤコヒバァ	<i>Hebius cocelarus</i>			○
分布する種・亜種数		6	14	9
固有率		66.7%	57.1%	33.3%

2016). ミヤコヒメヘビの系統的 position は明らかにされていないが、隣接地域に同属の種は分布しない。

南琉球のもので近年分類が変更されたのが、イワサキワモンベニヘビとサキシマスベトカゲである。前者は最近まで広域分布種ワモンベニヘビ *Sinomicrurus maclellandi* の 1 亜種とされていたが、Smart et al. (2021) により独立種 *S. iwasakii* とされた。Smart らの論文では、従来のワモンベニヘビは単系統群でなく、含まれていた 3 亜種がいずれも独立種とされている。イワサキワモンベニヘビは、従来別亜種の関係にあった *S. swinhoei* (台湾) および従来別種とされていた *S. annularis* (中国南部～ベトナム・ラオス) からなる系統の姉妹種であることが明らかにされている。

従来のサキシマスベトカゲは、Koizumi et al. (2022) により石垣・西表と近隣島嶼および宮古諸島に分布する狭義のサキシマスベト

カゲと、与那国島の固有種のヨナグニスベトカゲの 2 種に分割された。これら 2 種は、姉妹群関係にある。

1.2. 中琉球の固有種・亜種

「中琉球」は、沖縄諸島と奄美諸島を中心とした地域である。トカラ列島南部の宝島・小宝島・小島に分布するトカゲ・ヘビ類は例外なく沖縄・奄美諸島のものと同種もしくは近縁種であるため、動物地理学的にはこれらの島も中琉球に含めることができる (図 1, Okamoto, 2017)。中琉球には、13 種のトカゲ・ヘビ類が固有分布する (表 2)。また、中琉球を中心に悪石島以北のトカラ列島にまで分布するヘリグロヒメトカゲ、オキナワトカゲ、オオシマトカゲも、中琉球の準固有種とみなせる。これらを合わせた 16 種が、中琉球要素と位置付けることができるだろう (表 2)。

トカゲ・ヘビ類に関する限り、沖縄諸島と

表 2. 中琉球要素の種・亜種の分布域

和名	学名	沖縄諸島	奄美諸島	宝島・ 小宝島	北部トカラ 列島	大隅諸島
キクザトサワヘビ	<i>Opisthotropis kikuzatoi</i>	久米島のみ				
オキナワキノボリトカゲ	<i>Diploderma polygonatum polygonatum</i>	○	○			
バーバートカゲ	<i>Plestiodon barbouri</i>	○	○			
アカマタ	<i>Lycodon semicarinatus</i>	○	○			
ガラスヒバ	<i>Hebius pryori</i>	○	○			
アマミタカチホヘビ	<i>Achalinus werneri</i>	○	○			
ヒメハブ	<i>Ovophis okinavensis</i>	○	○			
ヒャン	<i>Sinomicrurus boettgeri</i>		○			
ハイ	<i>Sinomicrurus japonicus</i>	○				
ハブ	<i>Protobothrops flavoviridis</i>	○	○			
トカラハブ	<i>Protobothrops tokarensis</i>			○		
アオカナヘビ	<i>Takydromus smaragdinus</i>	○	○	○		
リュウキュウアオヘビ	<i>Cyclophiops semicarinatus</i>	○	○	○		
ヘリグロヒメトカゲ	<i>Ateuchosaurus pellopleurus</i>	○	○	○	ほぼ全域	三島
オオシマトカゲ	<i>Plestiodon oshimensis</i>		○	○	諏訪之瀬島	
オキナワトカゲ	<i>Plestiodon marginatus</i>	○	与論島・沖永良部島のみ		中之島	

奄美諸島には多くの場合共通の種・亜種が分布し、両生類において沖縄諸島と奄美諸島のものがしばしば別種ないし別亜種とされているのとは一見対照的である。しかし、トカゲ・ヘビ類でもほぼ例外なく沖縄－奄美諸島集団の間に著しい遺伝的分化があり (Toda et al., 1999 ; Shibata et al., 2016 ; Kaito and Toda, 2016 ; Kaito et al., 2017 ; Makino et al., 2020), 本質的には類似したパターンと言える。ただし、沖縄－奄美集団の分岐年代は分類群によりさまざまで、沖縄－奄美諸島間の単純な地理的隔離で形成されたパターンではないと考えられている (Kaito and Toda, 2016)。

中琉球のものうち最近分類が変更されたのが、ヒャンとハイである。近年まで、全体が種ヒャンとされ、奄美大島のものを亜種ヒャン、徳之島と沖縄諸島のものを亜種ハイとする扱いであった (例えば, Kaito et al., 2017 ; 岡本他, 2019 が概説している)。Smart et al. (2021) は、徳之島のもの (色彩は沖縄諸島集団に似るが系統的には奄美大島集団と近縁) をヒャンに含めたうえで、ヒャン・ハイとも独立種とした。これら2種は姉妹種であり、最も近縁なものは台湾に分布

するタイワンハイ *Sinomicrurus sauteri* である。尚、台湾のものは従来2種とされていたが (台湾中～南部のタイワンハイと北～東部のハトリハイ *S. hatori*)、Smart et al. (2021) により1種にまとめられた。

中琉球要素の中には、前述のようにトカラ列島に分布するものもいる。トカラ列島南部の宝島・小宝島は、沖縄・奄美諸島にも分布するアオカナヘビ・リュウキュウアオヘビの北限である。また、この地域の固有種トカラハブはハブ奄美諸島集団の姉妹群で、系統的にはハブの一部である (Toda et al., 1999 ; Shibata et al., 2016)。一方、それよりも北の島々には、中琉球と共通の種としてはヘリグロヒメトカゲ (トカラ列島のほぼ全域～鹿児島県三島)、オオシマトカゲ (諏訪之瀬島)、オキナワトカゲ (中之島) が分布する。加えて、口之島には固有種クチノシマトカゲも分布するが、これは南琉球要素に含まれるイシガキトカゲの姉妹種である。これらの悪石島以北の集団は、いずれも中琉球または南琉球からの黒潮による洋上分散により侵入したと推定されている (Kurita and Hikida, 2014a ; Makino et al., 2020)。これらの島々の集団の

成立年代は、数十万年以上前と推定されているもの（クチノシマトカゲ，中之島・諏訪之瀬島のオキナワトカゲ・オオシマトカゲ；Kurita and Hikida, 2014a）からごく最近と考えられるもの（ヘリグロヒメトカゲ；Makino et al., 2020）まである。黒潮によってトカラ列島付近を北上するごく最近の洋上分散は，他の分類群（例えば，Tominaga et al., 2015, 2019）でもごく最近生じたと考えられており，少なくとも数十万年に渡ってたびたび生じた，ある程度一般性のある現象と言えそうだ。

中琉球固有種には，遺存固有（relict）と考えられるものがいくつか知られている。遺存固有とは，古い時代に広域分布した系統が，二次的な分布の縮小によって狭い分布域をもつようになったもので，現生する近縁種が地理的に離れた場所に隔離分布するなどのパターンをしばしば示す。琉球の爬虫類における典型的な遺存固有として，中琉球と中国南部に隔離分布するヤマガメ属 *Geoemyda* とトカゲモドキ属 *Goniurosaurus* があげられる。いずれも，中琉球と大陸の系統の分岐が非常に古いことが指摘されている（Okamoto, 2017）。また，久米島の溪流のみに生息するキクザトサワヘビも，遺存固有に該当するものと考えられる。同属の種は中国南部，インドシナ，スマトラ，フィリピンなどに20種余りが分布し，いずれも山地の溪流に生息する（例えば，Wang et al., 2020）。ヘリグロヒメトカゲは中琉球に準固有で，姉妹種 *Ateuchosaurus chinensis* が大陸中国南部～ベトナム北部に分布し，一見ヤマガメやトカゲモドキと似た遺存固有に見える（例えば，Ota, 1998）。しかし，最近の研究において，ヘリグロヒメトカゲ属2種の分岐がそれほど古いものではないと推定され，本属の2種は東シナ海の形成時に異所的種分化したものであり，その分布域は「遺存的な隔離分布」ではなく「東シナ海をはさんだ対岸の分布」という解釈が提案されている（Makino et al.,

2020）。

オキナワキノボリトカゲは，種としては台湾・南琉球・中琉球に広域分布し，それぞれの地域のものが固有亜種となっており，一見して典型的な動物地理パターンに見える。しかし，近年行われた分子系統解析の結果は，本種が台湾に起源し，琉球列島に沿って洋上分散で北上しながら鮮新世～更新世にかけて多様化したというシナリオを支持している（Yang et al., 2017）。これは，琉球列島の多くの固有種・亜種の形成過程（例えば，Okamoto, 2017）とは著しく異なったものである。

1.3. 日本列島のトカゲ・ヘビ類

日本列島には，トカゲ4種とヘビ8種が分布する（表3）。トカゲ属（ヒガシニホントカゲ，オカダトカゲ，ニホントカゲ）とタカチホヘビを除くと，いずれもほぼ全域に単一種が固有分布する。これらの種には，北海道に分布するものとしらないものがあるが，北海道に関することは後の節で論じる。

トカゲ属とタカチホヘビは，上記の一般的なパターンから一見逸脱している。トカゲ属は，日本列島内で3種が排他的に分布する点，極東ロシアの日本海沿岸部にも分布する点で他のものと異なる。しかし，これら3種が単系統群であり，3種を合わせた分布域がほぼ日本列島全域となることから，ロシアの分布域を除けば全体として日本列島広域分布型の変形とみなせる。タカチホヘビは，本州・四国・九州のほぼ全域に加え，同種とされるものが中国・ベトナム北部にも分布する（例えば，Zhao and Adler, 1993；日本爬虫両棲類学会，2021）。鳥羽（2007）が指摘しているように，Stejneger（1907）は日本列島と大陸のものを暫定的ながら別種扱いした（この場合，日本列島集団が狭義の *Achalinus spinalis*，大陸集団が *A. braconneri* となる）。しかし，Stejneger（1925）は新たなデータ

表 3. 日本列島要素の種・亜種の分布域

和名	学名	北海道	本州・四国・九州	備考
ニホンカナヘビ	<i>Takydromus tachydromoides</i>	○	○	口之島・中之島・諏訪之瀬島にも分布
アオダイショウ	<i>Elaphe climacophora</i>	○	○	対馬にも分布
シマヘビ	<i>Elaphe quadrivirgata</i>	○	○	口之島にも分布
ジムグリ	<i>Euprepophis conspicillatus</i>	○	○	
ニホンマムシ	<i>Gloydius blomhoffii</i>	○	○	
シロマダラ	<i>Lycodon orientalis</i>	○	○	
ヒガシニホントカゲ	<i>Plestiodon finitimus</i>	○	○	伊豆半島除く東日本、 極東ロシア日本海沿岸部に分布
オカダトカゲ	<i>Plestiodon latiscutatus</i>		○	伊豆半島・伊豆諸島に固有
ニホントカゲ	<i>Plestiodon japonicus</i>		○	西日本に固有
ヤマカガシ	<i>Rhabdophis tigrinus</i>		○	
タカチホヘビ	<i>Achalinus spinalis</i>		○	中国南部に同種が分布
ヒバカリ	<i>Hebius vibakari vibakari</i>		○	
ダンジョヒバカリ	<i>Hebius vibakari danjoensis</i>			男女群島 男島に固有

に基づいてこの考えを覆し、中国のものも *A. spinalis* に含めている。その後、Maki (1931) や Pope (1935) など日本と大陸のものを同種として扱い、以来この扱いが定着している。近年、中国やベトナムでタカチホヘビ属の分類学的研究も行われているが、依然として大陸のものは *A. spinalis* とされている（例えば、Li et al., 2020 ; Luu et al., 2020 ; Ha et al., 2022）。この分類学的扱いは、今日的な観点から見れば明らかに再検討を要するものであり、今後の研究が待たれる。これらの集団間には少なくともある程度の遺伝的分化があると想定されるため、さしあたり本稿では日本列島のタカチホヘビを独自の系統と仮定する。

この仮定のもとでは、日本のタカチホヘビの分布域は本州・四国・九州のほぼ全域という典型的な日本列島要素に該当する。しかし、詳しく見ると他の種と比べて分布域がやや狭いようだ。周辺島嶼での記録は下甕島・天草諸島などごく少数の本土から近いいくつかの島に限られ、他の日本列島産ヘビ類が全種分布する隠岐諸島、五島列島、屋久島などでも分布記録が無い（柴田, 1970 ; 大野, 1987 ; 川名・柴田, 1988 ; Hasegawa, 1999 ; 松尾, 2005 ; 前之園・戸田, 2007）。また、

本土内でも房総半島には分布しないことも知られている（例えば、大野, 1987, 2002）。大野（2002）は、房総半島が周辺の山岳地から孤立していることを、本種が分布しない要因と推測している。一方、三浦半島では沿岸の低地でも発見例が少なくないようで（例えば、柴田, 1968 ; 青木, 1974, 1975, 1993 ; 千石, 1979）、本種の分布域を制限する要因は必ずしも明らかでないように思われる。本種は夜行性かつ半地中性のため他のヘビ類に比べ発見されにくい傾向にあり、実際に分布域が狭いだけでなく、データの蓄積も十分でないと思われる。例えば、本種の大隅半島における分布は、ごく最近になって明らかになっている（福山, 2019）。薩摩半島や下北半島では現時点で分布記録が無いようだが（例えば、大野, 1987 ; 塚本, 2015 ; 石沢・作山, 2019）、本当に分布しないのか単に未発見なのかを判断するのに十分なデータが蓄積しているとは言えないだろう。日本列島内における本種の分布域とそれを決める要因を明らかにするには、地道な分布情報の蓄積が必要と思われる。

日本列島の沿岸には佐渡島、隠岐諸島、五島列島、大隅諸島など多くの小島嶼があるが、分布するトカゲ・ヘビ類のほとんどは本

土と共通のものに限られる。その中で、伊豆諸島と男女群島は若干の固有性を示す。伊豆諸島を特徴づけるのは、準固有種オカダトカゲである。本種は伊豆諸島全域と伊豆半島に分布する。この他に、ニホンカナヘビとヘビ数種が伊豆諸島のいくつかの島に分布する (Hasegawa and Moriguchi, 1989 ; Hasegawa, 1999)。このうち、オカダトカゲとシマヘビは、伊豆諸島において色彩や体サイズなどに著しい地理的変異を示すことが知られる (例えば, Hasegawa, 1994, 2003 ; Hasegawa and Mori, 2008 ; Kuriyama et al., 2011, 2013, 2016, 2020 ; Brandley et al., 2014 ; Murakami et al., 2014 ; 疋田, 2017)。また、ニホンマムシの八丈島集団は、黒色型と赤色型の色彩多型を示すことが知られる (Goris, 1967)。

男女群島を特徴づけるのは、男島の固有亜種ダンジョヒバカリである (Toriba, 1986 ; 松尾, 1994)。別亜種は、本州・四国・九州に分布する基亜種ヒバカリ、済州島・朝鮮半島～中国東北部・極東ロシア南部に分布するタイリクヒバカリ *Hebius vibakari ruthveni* である。男女群島は、水平距離では五島列島・九州本土と近いものの、海底地形では大陸側の大陸棚に近く、五島列島・九州本土とは深い海盆に隔てられている (鎌田他, 1975)。ダンジョヒバカリと他の亜種の系統関係がどのようなものか、興味が持たれる。このほかに男女群島に分布する爬虫類はニシヤモリ・シロマダラ・ニホントカゲで、いずれも五島列島や九州本土西部と共通する (松尾, 2005)。シロマダラは女島でごく少数の記録があるのみで、本土のものとの形態的差異は知られていない (柴田他, 1988)。一方、ニホントカゲは本土集団と異なる独自の形態的・生態的特徴を持つ (Okamoto et al., 2021a)。

トカラ列島には、日本列島要素のものとしてニホンカナヘビ (諏訪之瀬島以北) とシマヘビ (口之島) が分布する (ただし、口之島

のシマヘビが人為分布という伝聞もある ; 永井, 1938)。この地域には、前述のように中琉球要素の種 (ヘリグロヒメトカゲ, オキナワトカゲ, オオシマトカゲ), 南琉球要素に近縁な種 (クチノシマトカゲ) も分布する。よって、トカラ列島は全体として動物地理学的な移行帯になっていると解釈できる (Hikida et al., 1992)。日本列島と奄美諸島以南の動物相の違いは爬虫類以外のものでも古くから認識されており、この動物地理境界線は渡瀬線と呼ばれている。小宝島と悪石島の間に深い海峡 (トカラ構造海峡) があることから、渡瀬線の位置をこの海峡とみなすこともあるが、Komaki (2021) が指摘しているように、小宝島以南と悪石島以北の間で陸上動物の種構成が不連続に変化するわけではないことから、トカラ列島一帯が全体として移行帯になっていると見るべきであろう。

1.4. 主要な固有要素以外の日本産トカゲ・陸生ヘビ類

本節では、国外の周辺地域と共通する種、小島嶼のみの固有種・亜種に言及する (表4)。共通種が分布する地域は、太平洋島嶼域、台湾～中国南部、朝鮮半島、極東ロシアである。小島嶼の固有の種・亜種は、すでに述べたクチノシマトカゲ、ダンジョヒバカリに加え、ツシママムシ、センカクトカゲ、オガサワラトカゲがある。

太平洋の島嶼と共通するものは、ミヤコトカゲが該当する。ミヤコトカゲは海浜性のトカゲで、国内では宮古諸島に分布し、同亜種とされるものは台湾、パラオ、ミクロネシア、東南アジア、パプアニューギニアなど広域に渡って分布する。同種の別亜種とされるものは2つあり、ソロモン諸島～バヌアツ、オーストラリアヨーク岬半島にそれぞれ分布する (Brown, 1991)。しかし、最近行われた分子系統学的研究 (Richmond et al., 2021) によれば、本種はミクロネシアやサモアに分布

表 4. 南琉球・中琉球・日本列島要素以外の種・亜種の分布域

和名	学名	国内の分布域	国外の分布域
小島嶼の固有種			
クチノシマトカゲ	<i>Plestiodon kuchinoshimensis</i>	口之島（トカラ列島）	なし
ツシママムシ	<i>Gloydus tsushimaensis</i>	対馬	なし
センカクトカゲ	<i>Plestiodon takarai</i>	魚釣島, 北小島, 南小島, 久場島（尖閣諸島）	なし
オガサワラトカゲ	<i>Cryptoblepharus nigropunctatus</i>	小笠原諸島, 硫黄列島, 南鳥島	なし
国外との共通種			
コモチカナヘビ	<i>Zootoca vivipara</i>	北海道北部	サハリン, ロシア本土広域, 中国東北部, 欧州
ツシマスベトカゲ	<i>Scincella vandenburghi</i>	対馬	朝鮮半島南部, 済州島
アムールカナヘビ	<i>Takydromus amurensis</i>	対馬	朝鮮半島, 中国東北部, 極東ロシア本土
アカマダラ	<i>Lycodon rufozonatus rufozonatus</i>	対馬, 魚釣島（尖閣諸島）	朝鮮半島, 中国広域, 台湾
シュウダ	<i>Elaphe carinata carinata</i>	魚釣島, 北小島, 南小島, 久場島（尖閣諸島）	中国中～南部, 台湾
ミヤコトカゲ	<i>Emoia atrocostata atrocostata</i>	宮古諸島	台湾南部, フィリピン, マリアナ諸島, パラオ, インドシナ, スンダ列島, バプアニューギニアなど

する他種を内包する側系統群で、上記の亜種分類も系統関係を反映していない。宮古諸島のものは、台湾南部、フィリピン、ヤップ島の集団とともに一群をなす。オガサワラトカゲは、小笠原諸島・硫黄列島・南鳥島に分布し、種としては日本固有である。同属種は太平洋島嶼などに広く分布し（Horner, 2007）、動物地理学的には太平洋島嶼の要素とみなせる。

台湾・中国南部と共通のものは、尖閣諸島に分布するアカマダラとシュウダである。同諸島にはこれに加えて、固有種センカクトカゲ（Kurita et al., 2017a）、分類学的位置未確定のスベトカゲ属 *Scincella* も分布する（Ota et al., 1993）。ヘビ2種はいずれも台湾・大陸と共通だが、センカクトカゲはかつて同種とされていたアオスジトカゲ *Plestiodon elegans*（台湾・中国に分布）との間にある程度の遺伝的分化があり、姉妹群でない可能性も排除できないようだ。前述の通り、南琉球の爬虫類相も台湾・大陸中国との関連が深いが、尖閣諸島と南琉球の直接的な関連は認められない。

朝鮮半島と共通のものは、対馬に分布する

ツシマスベトカゲ、アムールカナヘビ、アカマダラである。これらはいずれも奄岐など他の近隣島嶼や九州・本州の本土には出現しない。対馬には、このほかに日本列島と共通のアオダイショウ、固有種ツシママムシも分布する。ツシママムシは、ニホンマムシの姉妹群と推定されている（Alencar et al., 2016）。朝鮮半島のトカゲ・ヘビ類の種構成は（例えば、National Institute of Biological Resources, 2011）、地理的に近いにも関わらず、日本列島のものとの共通性は低い。トカゲ・ヘビ類に関する限り、姉妹種であるヤマカガシとタイリクヤマカガシ *Rhabdophis lateralis*（Takeuchi et al., 2012, 2014）、同種の別亜種の関係にあるヒバカリとタイリクヒバカリ *H. v. ruthveni*、など代置関係と考えられる近縁なものが分布する場合もあるが、ニホントカゲ、ジムグリ、タカチホヘビ（日本列島側）、ツシマスベトカゲ、スナカナヘビ *Eremias argus*、ミズナメラ *Oocatochus rufodorsatus*（朝鮮半島側）などのように、対岸に近縁種すら全く分布しない系統もある。また、ニホンカナヘビ（日本列島）とアムールカナヘビ・チョウセンカナヘビ

Takydromus wolteri (朝鮮半島) のように、一見近縁種のように実際には系統的に離れている例もある (Ota et al., 2002 ; Lin et al., 2002). 対馬は、このような日本列島と朝鮮半島の異質な爬虫類相が部分的に混在する地域であり、前述のトカラ列島と同じく動物地理学的な移行帯と位置付けることができる。

2. 日本産トカゲ属 *Plestiodon* の分布

トカゲ属は、東アジアと北米に分布する約 50 種を含み、形態の特徴と系統関係に基づいて 11 の種群 species-group に分類されている (Brandley et al., 2012). 現行の分類では日本国内に 10 種が分布し、キシノウエトカゲはチュウゴクトカゲ種群 *P. chinensis* species-group に、他の 9 種はニホントカゲ種群 *P. latiscutatus* species-group にそれぞれ属する (Brandley et al., 2012 ; Okamoto and Hikida, 2012 ; Kurita and Hikida, 2014b ; Kurita et al., 2017a). トカゲ属は小笠原・対馬・大東諸島を除く日本国内ほぼ全域に分布し、地域によって種構成が異なる。本属は、日本産爬虫類の中で比較的古くから分類・分布について動物地理学的な視点で研究されてきたものの一つである (例えば、疋田, 1978 ; Toyama, 1989 ; Kato et al., 1994 ; Hikida and Motokawa, 1999). しかし、形態的に多様な種、近縁種と形態的に酷似する種など分類の難しいものが含まれ、近年にいたるまで分類と分布情報の更新がたびたび生じ (例えば、Motokawa and Hikida, 2003 ; Honda et al., 2008 ; Okamoto and Hikida, 2012 ; Kurita and Hikida, 2014b ; Kurita et al., 2017a), それによって一般的なパターンに当てはまらない複雑な分布が明らかになりつつある。本節では、これまでに明らかになった日本産トカゲ属の多様性を、分布という観点から概観する。

日本に分布するトカゲ属 10 種のうち、キシノウエトカゲは南琉球 (宮古諸島、与那国島を含む八重山諸島) のほぼ全域に固有分

布する種である。近縁種はチュウゴクトカゲ *P. chinensis* など、台湾～中国南部に分布する (Brandley et al., 2011, 2012 ; Kurita et al., 2017b). これは、前述の南琉球固有要素の典型的な動物地理パターンに該当する。他の 9 種は、台湾～中国南部に分布するアオスジトカゲ *P. elegans* とともにニホントカゲ種群 *Plestiodon latiscutatus* species-group を構成する。ニホントカゲ種群に含まれる各種の分布域を、図 2 に示す。この種群は、ニホントカゲとその近縁種 (オカダトカゲ、ヒガシニホントカゲ；以下「ニホントカゲ複合群」)、バーバートカゲ、オキナワトカゲとその近縁種 (オオシマトカゲ、クチノシマトカゲ、イシガキトカゲ、センカクトカゲ、アオスジトカゲ；以下「オキナワトカゲ複合群」) の 3 系統からなる (Brandley et al., 2011, 2012 ; Kurita and Hikida, 2014a ; Kurita et al., 2017a). ニホントカゲ複合群は全体として日本列島にほぼ固有、バーバートカゲは中琉球に固有で、オキナワトカゲ複合群は中国南部・台湾・南琉球・中琉球に渡って分布し、中琉球でバーバートカゲと共存している。

これら 3 系統は、中新世後半ごろに日本列島、中琉球、南琉球+台湾の 3 地域に隔離されることで生じ (図 3A), 鮮新世ごろにオキナワトカゲ複合群の祖先種が中琉球へ二次的に分布拡大することで、今日見られるような分布域の大枠が出来上がった (図 3B) と考えられている (Hikida and Motokawa, 1999 ; Okamoto, 2017). そのうち、ニホントカゲ複合群が日本列島内で多様化し (Okamoto et al., 2006, 2021b) オキナワトカゲ複合群で複雑な洋上分散が生じ (Kurita and Hikida, 2014a), 他の爬虫類に比べ複雑な分布パターンが形成されたというのが、今日的理解である。つまり、バーバートカゲは前述の中琉球固有要素の一員であり、ニホントカゲ複合群は日本列島固有要素の変形、オキナワトカゲ複合群は南琉球-台湾-中国南部要素の変形

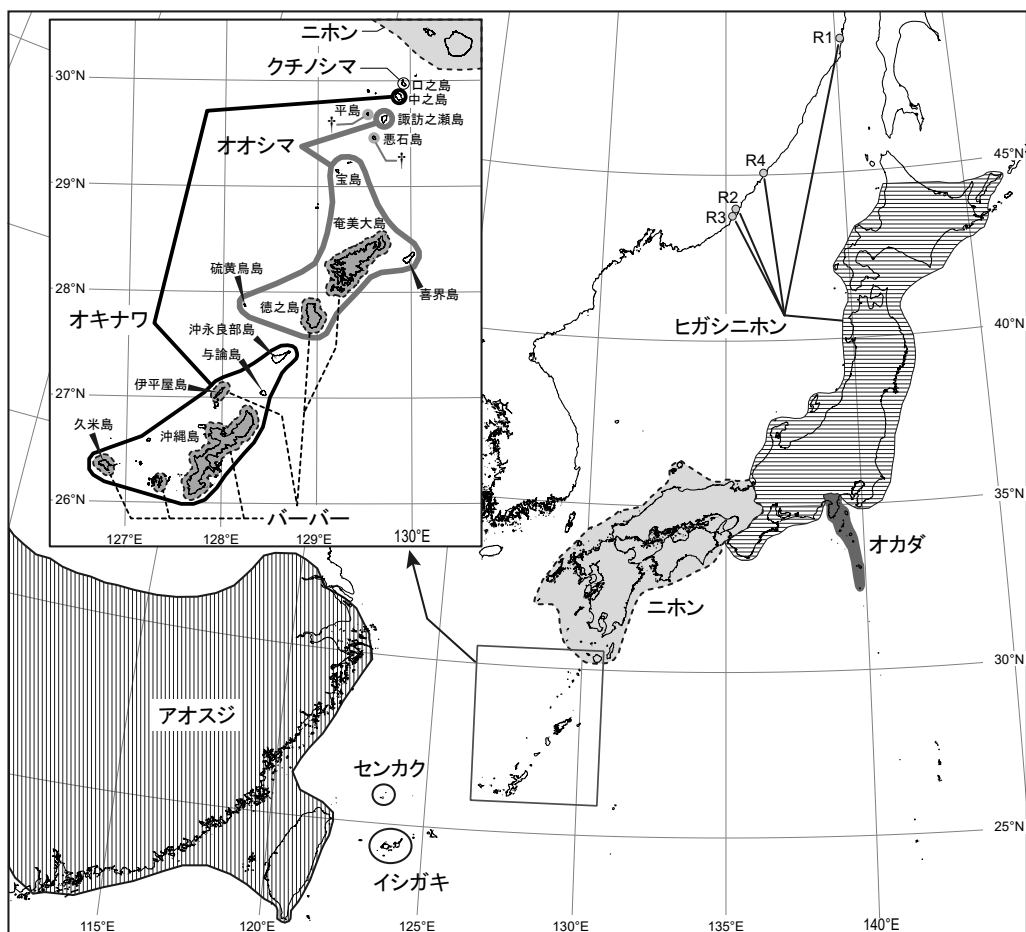


図2. 東アジア島嶼域におけるニホントカゲ種群 *Plestiodon latiscutatus* species-group の種ごとの分布域。種名末尾の「〜トカゲ」は省略。†は平島・悪石島の分類学的帰属不明の絶滅集団。

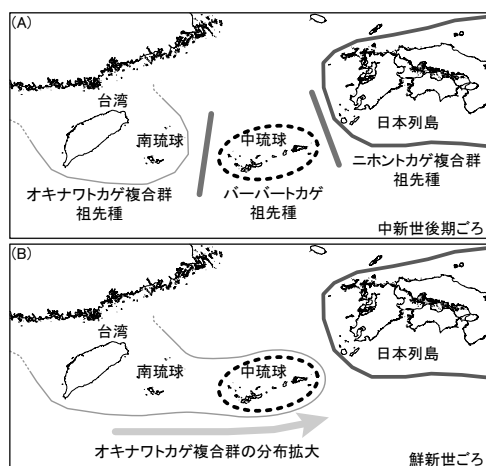


図3. ニホントカゲ種群の主要3系統の琉球列島における分布域形成シナリオ。Hikida and Motokawa (1999) をもとに作図。

とそれぞれ解釈できる。以下、ニホントカゲ複合群とオキナワトカゲ複合群について、地理的分布における特異な点を概観する。

ニホントカゲ複合群は、日本列島内で3種に分かれている点、極東ロシアの日本海沿岸部に同種が分布する点で特異といえる。ニホントカゲ複合群の種は、西日本のニホントカゲ、伊豆半島と伊豆諸島のオカダトカゲ、伊豆半島を除く東日本のヒガシニホントカゲからなり、狭い接触帯を介して側所的に分布する。ニホントカゲとヒガシニホントカゲは近畿地方で狭い交雑帯を形成し、その分布境界は若狭湾岸東部～琵琶湖～野洲川～三重県北西部～奈良県中部～和歌山県北部であ

る (Okamoto and Hikida, 2009). 一方, ヒガシニホントカゲとオカダトカゲの分布境界は, 酒匂川～御殿場市北部～富士山～富士宮市中南部～富士川下流である (Okamoto et al., 2006). 前述のようにこれら 3 種で単系統群となり, 日本列島内で種分化したと考えられている (Okamoto et al., 2006, 2021b; Okamoto and Hikida, 2012). ニホントカゲとヒガシニホントカゲが姉妹群関係にあり, オカダトカゲはそれらとやや系統的に離れている (Brandley et al., 2012; Okamoto and Hikida, 2012). 分布という点で興味深いのがオカダトカゲで, 伊豆半島と伊豆諸島という分布域は, かつて本州から離れた地塊であったという伊豆半島の特異な地史の影響を受けて形成されたと考えられている (Okamoto et al., 2006).

極東ロシア本土 (沿海地方～ハバロフスク地方南部) の日本海沿岸部で, ヒガシニホントカゲと考えられるものが記録されている (Hikida, 1993; Okamoto and Hikida, 2012). このような分布域は他の爬虫類には見られない特異なものである. このロシア本土集団は非常に記録が少なく, 明示的なものは 1888 年 (ハバロフスク地方ソヴィエツカヤガヴァニ, 沿海地方ウラジミール湾, オリガ湾: 図 2 地点 R1～R3; Elpajewsky and Sabanejew, 1906) と 1964 年 (沿海地方テルネイ湾: 図 2 R4; Банников and Дроздов, 1971) に確認された 4 地点のみである. 最北の地点 (図 2 R1) は北緯 49 度近くに位置し, 本種の最北記録である. この地域の分布記録がそもそも少数のため, 分布域の全体像は不明だが, 既知の記録地点は沿岸部に限られており, Банников and Дроздов (1971) が指摘しているように日本列島から洋上分散などにより侵入したものかも知れない. この地域の集団は, 標本は現存しているものの (Hikida, 1993), 過去数十年に渡って発見記録がほとんど無く, 最近の文献 (例えば, Ananjeva et al., 2006) では

要再確認もしくは疑問ありとしていることもある. 何らかの理由ですでに絶滅しているのかも知れないし, 仮に現在生息しているとしても生息密度はおそらく非常に低く, 分布地点は限られていると想像される.

オキナワトカゲ複合群は前述の通り 6 種からなり, 分布域は中国南部～台湾, トカラ列島口之島以南の琉球列島である. 種ごとの分布域は互いに排他的で, アオスジトカゲが台湾～中国南部, センカクトカゲが尖閣諸島, イシガキトカゲが石垣島・西表島と近隣島嶼, オキナワトカゲが沖縄諸島ほぼ全域・与論島・沖永良部島・トカラ列島の中之島, オオシマトカゲが徳之島以北の奄美諸島・硫黄島・トカラ列島の宝島・小宝島・小島・諏訪之瀬島に分布し, クチノシマトカゲは口之島のみ分布する (図 2). 与那国島と宮古諸島には, いずれの種も分布しない. このうち, アオスジトカゲとイシガキトカゲは, 種としての分布域そのものは他の爬虫類と比べて特異なものではなく, イシガキトカゲの分布域は前述の南琉球要素の典型的なものである. センカクトカゲは尖閣諸島固有種で, 魚釣島, 久場島, 北小島, 南小島に分布する (Kurita et al., 2017a).

オキナワトカゲ複合群の残りの 3 種, オキナワトカゲ, オオシマトカゲ, クチノシマトカゲは, 分類も分布情報も近年まで混乱していたが, Kurita and Hikida (2014a, b) により全容が明らかになった (岡本他, 2019 が概説). クチノシマトカゲは, 口之島固有という特異な分布域のほか, 近隣に分布するオキナワトカゲやニホントカゲではなく, 遠く離れた八重山諸島のイシガキトカゲと系統的に近いという点で奇妙な種といえる. そのイシガキトカゲとの分岐が非常に新しい年代と推定されている点も特筆に値する (約 141～175 万年前, 他の近縁種間の分岐年代は約 300～1000 万年前程度: Brandley et al., 2011; Kurita and Hikida, 2014a; Okamoto et

al., 2021b). この動物地理パターンは、八重山諸島からトカラ列島への黒潮による洋上分散の結果と解釈されている (Kurita and Hikida, 2014a). このシナリオ通りなら、イシガキトカゲ・クチノシマトカゲの祖先種が 800 km 近い長距離洋上分散を成し遂げたことになる. 一方で、石垣島・西表島に隣接する与那国島と宮古諸島には、なぜかイシガキトカゲやその近縁種が分布しない.

口之島以外のトカラ列島には、中之島にオキナワトカゲ、諏訪之瀬島・宝島・小宝島にオオシマトカゲが分布する (Kurita and Hikida, 2014a). 加えて、平島と悪石島でもトカゲ属の分布記録があるが (永井, 1938), 残念ながらこれら 2 島の集団はすでに絶滅している (太田, 2000). 永井 (1938) は、平島を含めた諏訪之瀬島以北のものを“トカゲ” (広義のニホントカゲ：現在のニホントカゲ + ヒガシニホントカゲにほぼ相当), 宝島・小宝島～奄美諸島のものを“オキナハトカゲ” (広義のオキナワトカゲ：現在のオオシマトカゲ + オキナワトカゲにほぼ相当) と同定し、悪石島のものは“トカゲ?” としつつ中間的な特徴を持つとして判断を保留している (“南北両種の形態を併有し其所属の決定に困難を感じ” と記述). 口之島・中之島・諏訪之瀬島のものは、ここ 30 年あまりに限っても広義のニホントカゲ (Toyama, 1989 ; 太田, 2000), 広義のオキナワトカゲ (例えば, 太田, 2014a, b) などの見解が出され、最終的には 3 島の集団がそれぞれ異なる種に属し、イシガキトカゲに近縁な固有種まで含まれるという予想外の結論となった. 平島と悪石島のトカゲは、はたして何者だったのか? 大変興味深い問題だが、残念ながら迷宮入りになってしまった.

中之島のオキナワトカゲ、諏訪之瀬島のオオシマトカゲも、クチノシマトカゲと同じく黒潮に乗った洋上分散により侵入・定着したものと考えられている (Kurita and Hikida,

2014a). 奄美諸島に分布するオオシマトカゲが宝島・小宝島・諏訪之瀬島に分布するのは、正体不明の悪石島集団を棚上げすれば隣接地域から北上した結果と理解できる. 一方で、主に沖縄諸島に分布するオキナワトカゲが中之島に隔離分布するのは奇妙に見える (クチノシマトカゲとイシガキトカゲの姉妹群関係に比べれば些細なことだが). 節 1.2 で述べたように、トカラ列島一帯での北向きの洋上分散は色々な分類群で生じた一般性のある現象と考えられる. しかし、オキナワトカゲ複合群の場合、他のものと比べて年代がやや古いうえ、複数の種が排他的に分布するという点で特異である. これらの種の排他的な分布が単純な地理的隔離の産物でないのは明らかで、種間の排他的な相互作用によって生じた、所謂“チェッカーボード分布 checkerboard distribution” (例えば, Lomolino et al., 2017) の例といえるかも知れない. 中琉球から洋上分散で侵入したと考えられるものがトカラ列島にいくつか分布しているが、多くの場合宝島や奄美諸島の集団とはほとんど遺伝的分化がなく (Tominaga et al., 2015, 2019 ; Makino et al., 2020), ごく最近成立した集団であると考えられている. もしかしたら、それらの種においてもオキナワトカゲやオオシマトカゲ同様に数十万年前から繰り返して分散していたが、新しい年代に生じた分散によって“上書き”され、過去に生じた分散の情報が失われているのかも知れない. トカゲ属では、なぜか“上書き”が生じずに排他的な分布となって維持されていることになる.

一方で、沖縄・奄美諸島のいくつかの島において、オキナワトカゲ・オオシマトカゲはバーバートカゲとは排他的にならず、共存している. 北米のトカゲ属でも近縁種の分布域の重複がいくつかの組み合わせで知られ、それらの事例では、繁殖干渉の回避メカニズムや生息する微環境の種間差などが明らかにさ

れている (Cooper and Grastka, 1987 ; Cooper and Vitt, 1986, 1987 ; Richmond and Jockusch, 2007 ; Watson and Gough, 2012). 中琉球のものでは、バーバートカゲが山地性の傾向、オキナワトカゲ・オオシマトカゲが低地や攪乱環境に生息する傾向があることはしばしば指摘されており (例えば, 千石, 1979 ; 千石他, 1996 ; 日本爬虫両棲類学会, 2021), このような生態的な差異が, オキナワトカゲ・オオシマトカゲとバーバートカゲの組み合わせに限って共存可能であることと関係するのかも知れない. 日本列島に分布するニホントカゲ複合群の3種も, 排他的な分布域を持つ. これらの種の場合, 分布域が接触すると交雑帯を形成してしまい共存できないようだ. ニホントカゲが人為的に持ち込まれた伊豆諸島八丈島でも, 自然分布するオカダトカゲとの間で交雑帯を介した排他的な分布が形成されている (Okamoto et al., 2013). 排他的になる組み合わせと共存できる組み合わせがどのようにして決まるのか. 今後の研究による解明が期待される.

3. 北海道のトカゲ・ヘビ相を考える

1.3節で論じた日本列島要素のトカゲ・ヘビ類には, 北海道に分布するものとししないものがある. 北海道に分布するのは, アオダイショウ, シマヘビ, ジムグリ, シロマダラ, ニホンマムシ, ニホンカナヘビ, ヒガシニホントカゲである. これらの種に加え, 北海道にはサハリン・極東ロシア本土との共通種コモチカナヘビも分布する. 一方, 日本列島要素のうち, 北海道に分布しないものはヤマカガシ, ヒバカリ, タカチホヘビである.

北海道内の爬虫類の分布域については, これまでの図鑑等の多くでコモチカナヘビの分布が北端付近に限られている点は明示されていたが, 他の種については「北海道に分布する／しない」という区別のみ記述されることが多かった (例えば, 千石, 1979 ; 千石

他, 1996 ; 日本爬虫両棲類学会, 2021). しかし, 徳田 (2022) などが示している通り, 全ての種が道内全域に分布するわけではない. 多くの種において道内の正確な分布域は必ずしも明らかになっていないが, 近年分布情報の蓄積が進みつつある. 本節では, 北海道とその周辺地域のトカゲ・ヘビ類についての既知情報をレビューし, それらが種ごとの分布をある程度反映していると仮定して若干の考察を試みる. 北海道本土内の分布については, 主に徳田 (2021) と生物多様性センター (2010) を参照した. 国後島に分布する種 (北方領土では国後島のみ数種の爬虫類が知られ, すべて北海道本土と同種) については Литвинчук and Боркин (2016) (ロシアサハリン州公式レッドデータブック爬虫類編) と Ananjeva et al. (2006) (旧ソ連支配地域の爬虫類図鑑), 日本海側の小島嶼については大野 (1968) と竹中 (2013) を参照した. これらに加え, 種ごとの分布情報の典拠はその都度引用する. 北海道本土における種ごとの既知の分布情報を, 図4に示す.

3.1. 本州系の種の分布

本州との共通種のうち, 北海道内で最も広く分布するのはシマヘビ, ジムグリ, アオダイショウの3種である (図4A, B, C). これらはいずれも, 道北・道東を含め道内ほぼ全域から記録されている. また, 3種とも国後島に分布し, シマヘビとアオダイショウは奥尻島にも分布する.

次に広い範囲で記録されているのはニホンカナヘビ, ヒガシニホントカゲ, ニホンマムシである. いずれも北端付近には分布しないが, 道南・道央・道東に渡る広い範囲で記録されている. このうち, 最も高緯度で記録されているのがニホンカナヘビである (図4D). 最北の分布記録は, 工藤他 (2000) が記録しているサロベツ湿原の南端付近 (北緯44°58') のようだ. 工藤らがサロベツ湿原の

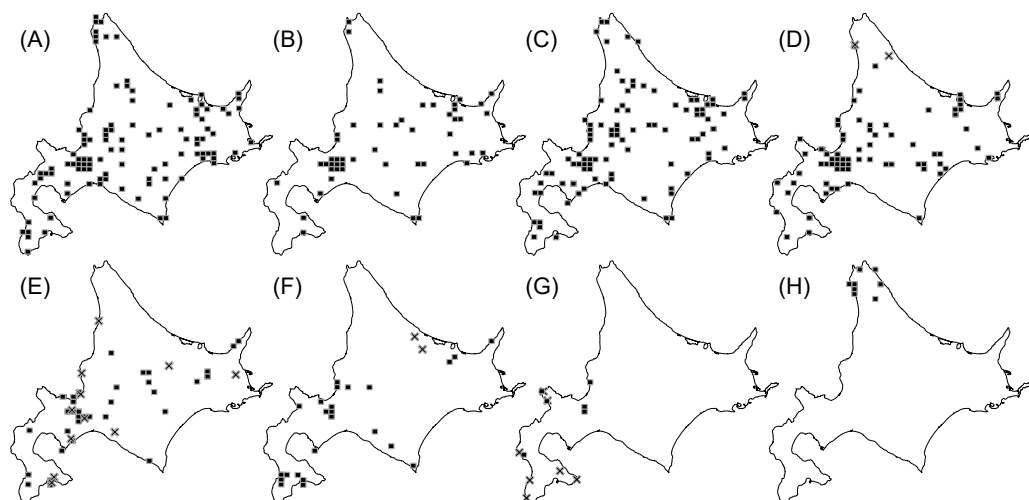


図4. 北海道本土における爬虫類の既知の記録地点. 徳田 (2021) および生物多様性センター (2010) の二次メッシュデータ (■), およびいくつかの個別の記録地点 (×, 典拠については本文参照). 島嶼部 (国後島, 天売島, 焼尻島, 奥尻島) については示していない. A: シマヘビ; B: ジムグリ; C: アオダイショウ; D: ニホンカナヘビ; E: ヒガシニホントカゲ; F: ニホンマムシ; G: シロマダラ; H: コモチカナヘビ.

全域で調査しているにも関わらず本種の発見が南端部に限られることから, これが北限と考えるとよいだろう. オホーツク海側では, 旧歌登町 (北緯 $44^{\circ}47'$) での発見記録がある (日刊宗谷 宗谷郡部版, 1997 年 5 月 24 日「管内では初の発見. ニホンカナヘビ 歌登町内に生息か」). 島嶼部では, 奥尻島, 天売島, 焼尻島に分布する.

次いで高緯度まで記録されているのがヒガシニホントカゲで (図 4E), 道内最北記録は初山別村の海岸である (岡本・徳田, 2020, 北緯 $44^{\circ}30'$). 図 4E には, この地点を含めて Okamoto et al. (2021b) で使用されている北海道産標本の採集地点も示してある. 周辺島嶼では国後島と奥尻島に分布し, 国後島内の分布は南部から北端付近まで広い範囲に渡る (Orlov et al., 2018). 本種は, 道東では温泉地付近に偏って分布するようで (例えば, 照井・徳田, 2015), 温泉地付近に分布する傾向は, 国後島でも報告されている (Orlov et al., 2018).

ニホンマムシの本土での記録地点 (図 4F) は石狩～紋別～知床以南で, 既知の最北記録

は紋別市である (徳田, 2014). 島嶼部では天売島と国後島に分布する. 国後島の分布は Inukai and Mukasa (1943) が言及していたがその後記録は無く, 近年になって Orlov et al. (2014) により再確認された. 国後島の記録地点 (はぼ島の北端付近, 北緯 $44^{\circ}29'$) が本種の明示的な最北記録で, 天売島が次点となる. 北海道本土でも, 天売島の対岸付近などに分布する可能性があり, 今後の情報蓄積が待たれる.

道内の分布域が最も狭いのがシロマダラで (図 4G), これまでの分布記録は函館・松前～札幌・石狩付近に限られている (徳田, 2018; 徳田・本田, 2018). 現時点での最北記録は石狩市の安瀬山付近 (二次メッシュコード: 654113, 北緯 $43^{\circ}25' \sim 43^{\circ}30'$) のようだ. 周辺島嶼では奥尻島に分布する. 1939 年に色丹島でも記録されているが, これは本州からの船の積荷への混入と推測されており (Inukai and Mukasa, 1943), Ananjeva et al. (2006) でも色丹島の分布は疑問視されている.

本州に広域分布するヘビ類で北海道に分布

しないのは、ヒバカリ、タカチホヘビ、ヤマカガシである。いずれも青森県まで分布し、タカチホヘビは津軽半島、ヤマカガシとヒバカリは津軽・下北の両半島で記録されている（生物多様性センター，2010；向山，2010；笹森，2011；笹森・山崎，2018；Scheinberg and Fong, 2022）。いずれの種も、ほぼ津軽海峡が北限とみなしてよいだろう。

3.2. 北方系の種の分布

北海道に分布するもののうち、コモチカナヘビはサハリン・極東ロシア本土と共通の種であり、唯一「北方系」といえる種である。本種の道内の分布域は、稚内、猿払、豊富、幌延といった北端付近に限られ、道内最南の記録は中川町北東部～中頓別町南西部あたり（二次メッシュコード：674221，北緯 44°50'～44°55'）のようだ（図 4H）。日本海側の沿岸部ではサロベツ湿原一帯に分布し、南端部ではニホンカナヘビの分布域と接触している（工藤他，2000）。コモチカナヘビには、ミトコンドリア DNA の塩基配列と繁殖様式（胎生／卵生）の種内変異が知られるが（Surget-Groba et al., 2001），北海道のものはサハリン・極東ロシアから東欧にかけて広域分布する系統（“Eastern viviparous” 東部胎生系統）に含まれ、極東ロシア本土・サハリン集団との遺伝的分化はごく小さい。このことから、海水準が下がって北海道がサハリンを介して大陸と地続きになっていた最終氷期に大陸から侵入し、現在の北海道集団が形成されたと考えられている（Surget-Groba et al., 2006；Takeuchi et al., 2013）。

サハリンには、コモチカナヘビに加えてヨーロッパサリヘビ *Vipera berus* が分布する。本種は北海道には分布しないが、コモチカナヘビと同じく極東ロシアから欧州に渡る広域に分布する。サハリンでは南端付近まで分布し、宗谷海峡が南限となっている。サハリンを含む極東地域の集団を独立種（または

亜種）*sachalinensis* とする場合もあるが（例えば，Herrmann and Kabisch, 1990；Ananjeva et al., 2006），この分類は分子系統解析の結果からは支持されず、東欧から極東まで遺伝的変異はごく小さいようだ（Ursenbacher et al., 2006）。

サハリンの対岸にあたる大陸沿岸部（ロシア沿海地方・ハバロフスク地方の日本海沿岸部）には、これら 2 種以外にもいくつかのトカゲ・ヘビ類が分布する（例えば，Ananjeva et al., 2006）。多くは中国東北部・朝鮮半島と共通の“北東アジア要素”と呼べるものだが（タイリクヤマカガシ *Rhabdophis lateralis*，ウスリーマムシ *Gloydus ussuriensis* など），サラサナメラ *Elaphe dione* は朝鮮半島などに加え、シベリア南部・中央アジアからカスピ海周辺に渡って広域分布する（Ananjeva et al., 2006；Messenger, 2021）。この地域のトカゲ・ヘビ相は，“北東アジア要素”と中央アジアや欧州方面まで広域分布する種からなる“欧州シベリア要素”の一部が混在し、後者の一部がサハリンと北海道北部にまで分布している、と解釈できる。このほかに、この地域には前述のヒガシニホントカゲが分布する。

3.3. トカゲ・ヘビ類から見た北海道の動物地理

現時点での既知情報をもとに、北海道とその周辺のトカゲ・ヘビ類の暫定的な分布図を作成した（図 5）。これが各種の分布パターンを正しく反映していると仮定すると、本州要素の種には、津軽海峡から宗谷海峡に沿って北上するにつれて種数が少なくなる傾向が認められ、北方要素の種の分布は北端部に限られる。全体として種数が少ないため一般的なパターンを論じるのは難しいが、宗谷海峡から津軽海峡にかけて種構成が段階的に変化していると解釈できそうだ。すなわち、北海道を本州要素と北方要素が混在する動物地理学的

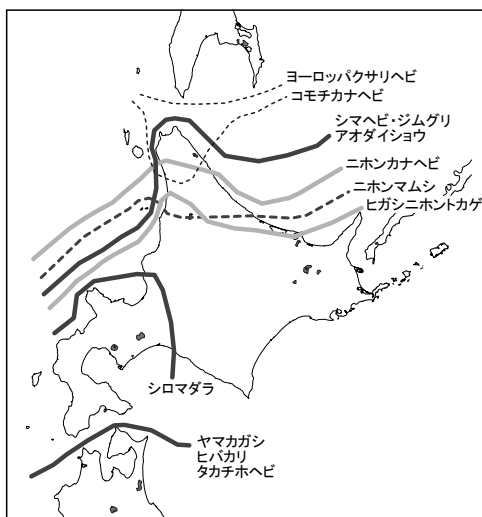


図5. 北海道とその周辺に分布するトカゲ・ヘビ類の推定分布域。ヨーロッパクサリヘビとコモチカナヘビ（黒の細い点線）については南限，その他の種（グレーの太い実線または点線）については北限を表す。

「移行帯」と位置付けることができる。

北海道の動物地理を論じる際にしばしば言及される“動物地理境界線”は、ブラキストン線と八田線である。前者は津軽海峡、後者は宗谷海峡にそれぞれ位置する。これらはいずれも「本州要素」と「北方要素」の境界線で、両地域要素の種が混在する北海道を「移行帯」と位置付けるのが今日的な理解である（例えば、岡田・木場，1931；徳田，1969）。トカゲ・ヘビ類においても、北海道全体が「移行帯」という位置づけは妥当なものであろう。前述した極東ロシア本土の種まで考慮すれば、間宮海峡から連続的な「移行帯」が始まり、サハリンもその一部という解釈もありうる。

生物地理学的な「境界」が、中間的な種構成の地域からなる「移行帯」となるのは一般的な現象で（Morrone, 2015；Lomolino et al., 2017），前述のトカラ列島や対馬もこれに該当する。移行帯が形成されるのは、「境界」にあたる地域が単なる障壁でも通路でもなく、種ごとに異なる移動能力、環境耐性、種

間相互作用などの要因に応じて分布域を制限する“フィルター”になるためと理解されている（Carlquist, 1965）。

では、トカゲ・ヘビ類にとって北海道一帯はどのような“フィルター”なのか？津軽海峡が北限となるもの（ヤマカガシ・ヒバカリ・タカチホヘビ），宗谷海峡が北限（アオダイショウ・シマヘビ・ジムグリ）または南限（ヨーロッパクサリヘビ）となるものにとっては、海峡そのものが分布域を制限する至近要因と考えてよいだろう。コモチカナヘビの南限は、ニホンカナヘビまたはヒガシニホントカゲとの間の排他的な相互作用によるのかも知れない。本州要素の種には、寒冷な気候に対する耐性の種間の違いがあるため北へ行くほど段階的に種数が少なくなるというメカニズムが考えられる。

近年行われたいくつかの系統地理学的研究によると、北海道の爬虫類相は最終氷期以降の気候変動の影響を受けて最近数万年程度の間に形成されたようだ。本州要素の爬虫類で北海道を含む広域の遺伝的変異が調べられているのは、ニホンカナヘビ（Takehana et al., 2016），アオダイショウ（Moriyama et al., 2018），ヒガシニホントカゲ（Okamoto et al., 2021b）である。このうち、ヒガシニホントカゲは最終氷期の北海道には分布せず、後氷期（約1万年前以降）に本州から侵入したと推定されており、ニホンカナヘビについてもその可能性が示唆されている。一方、アオダイショウは最終氷期に集団サイズを縮小させながらも北海道で集団を維持していたと推測されている。最終氷期の北海道において、アオダイショウは生息していた一方でトカゲ2種は分布しなかったという推測が正しく、それが寒冷な気候に対する耐性の種間差を反映していると仮定すると、アオダイショウが稚内まで分布し、トカゲ2種が道の北端部に分布しないという現在の分布域と調和的に見える。とはいえ、ヒガシニホントカゲとニホン

カナヘビの分布にはコモチカナヘビとの排他的な相互作用が関わっている可能性もある。種ごとの分布域を決める要因については、今後の研究で解明される必要があるだろう。

本節では、北海道の爬虫類の動物地理について、既知の情報に基づいて考察を試みた。すでに述べたように、道内の種ごとの分布情報はかならずしも十分に蓄積しておらず、調査の不十分な地域も存在する。図5のような分布パターンについての認識がそもそも妥当なのか？仮に妥当なら、種ごとの分布域がどのようにして形成・維持されているのか？これらの疑問に答えるには、個々の種の分布域についての情報蓄積が必要であるとともに、種ごとの生態的特徴やその地理的変異について詳しく解明する必要があるだろう。北海道の爬虫類は種数こそ少ないが、分布に着目すると、動物地理学的な境界部であること、寒冷地であることによる面白味があるように思われる。

4. おわりに

以上、日本国内のトカゲ・ヘビ類の地理的分布を概観し、筆者らが興味深いと考えるトピックについてレビューした。各種・亜種の分布域を確定させることは地道なデータの蓄積が必要だが、ある地域にある種が「いる」ことは実証可能でも、「いない」ことを証拠立てるのは非常に難しい。さらに、トカラ列島のトカゲ属の事例などからわかるように、ある地域集団がどの種に属するかという分類学的な問題とも関わる。分布情報の整理は、疋田 (2003) などが指摘しているように、その完成品 (分布図や分布表) の単純さから想像されるよりはるかに困難な作業といえる。北海道についての第3節で分布情報源として参照した徳田 (2021) は、筆者の一人 (徳田) が取りまとめ役となっている「ハープソン Hokkaido」の2018~2020年版報告書である。これは2011年から毎年「競技」として開催

されている一般参加型の調査で、道内の爬虫両生類の発見記録をインターネット等を介して集積するものである。道内各地から毎年数十チームが参加しており、種同定可能な写真や音声データを提出してもらい、地点情報を二次メッシュで管理することで、個々の記録の質を担保している。同定と地点情報の質を維持し、幅広い参加者の継続的な活動を喚起することができれば、このような「市民科学」的取り組みは、広い地域 (北海道は広い!) における種ごとの分布調査の有効な方法になりうるものである。ハープソン Hokkaido は、その成功事例の一つとすることができる。今後、前節で論じたようなことの検証や、希少種や外来種の消長についてのモニタリングなど、さまざまな用途で活用されうる重要な基礎情報源となるだろう。

謝 辞

太田英利、鈴木 大、竹中 踐、長太伸章、疋田 努の各氏 (順不同、敬称略) に、文献収集についてご助力いただいた。また、小泉有希氏、島田知彦氏には粗稿にコメントをいただいた。この場を借りて感謝申し上げる。

引用文献

- Alencar, L. R. V., T. B. Quantal, F. G. Grazziotin, M. L. Alfaro, M. Martins, M. Venzon, and H. Zaher. 2016. Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105: 50–62.
- Ananjeva, N. B., N. L. Orlov, R. G. Khalikov, I. S. Darevsky, S. A. Ryabov, and A. V. Barabanov. 2006. *The Reptiles of Northern Eurasia*. Pensoft Publishers, Sofia. 245 p.
- 青木良輔. 1974. タカチホヘビの死体取得・採集, 19例. 爬虫両生類雑記 1 (10): 92–97.
- 青木良輔. 1975. タカチホヘビの死体取得・2例. 爬虫両生類雑記 2 (8): 107.
- 青木良輔. 1993. 海岸地帯におけるタカチホヘビの記録. 爬虫両生類雑記 20 (3): 37.
- Банников, А. Г. and Н. Н. Дроздов. 1971. Новые Данные о Нахождении Дальнеосточного Сцинка *Eumeces latiscutatus* Hallowell, 1860 (Reptilia, Scincidae) В Приморье. Бюллетень М. О-ВА Исп. Природы, Отд. Биологии, Т. LXXVI(2): 86–88. (in Russian with English abstract)
- Brandley, M. C., T. Kuriyama, and M. Hasegawa. 2014. Snake and bird predation drive the repeated convergent evolution of correlated life history traits and phenotype in the Izu

- Island scincid lizard (*Plestiodon latiscutatus*). PLoS ONE 9(3): e92233.
- Brandley, M. C., H. Ota, T. Hikida, A. Nieto Montes de Oca, M. Feria-Ortiz, X. Guo, and Y. Wang. 2012. The phylogenetic systematics of blue-tailed skinks (*Plestiodon*) and the family Scincidae. Zoological Journal of the Linnean Society 165: 163–189.
- Brandley, M. C., Y. Wang, X. Guo, A. Nieto-Montes de Oca, M. Feria-Ortiz, T. Hikida, and H. Ota. 2011. Accommodating heterogeneous rates of evolution in molecular divergence dating methods: an example using intercontinental dispersal of *Plestiodon* (*Eumeces*) lizards. Systematic Biology 60(1): 3–15.
- Brown, W. C. 1991. Lizards of the Genus *Emoia* (Scincidae) with Observations on Their Evolution and Biogeography. Memoirs of the California Academy of Sciences Number 15. The California Academy of Science and the Christensen Research Institute, San Francisco. 94 p.
- Carlquist, S. 1965. Island Life. A Natural History of the Islands of the World. The Natural History Press, Garden City, New York. 451 p.
- Cooper, W. E. Jr. and W. R. Grastka. 1987. Lingual responses to chemical fractions of urodaeal glandular pheromone of the skink *Eumeces laticeps*. Journal of Experimental Zoology 242: 249–253.
- Cooper, W. E. and L. J. Vitt. 1986. Interspecific odour discrimination by a lizard (*Eumeces laticeps*). Animal Behaviour 34: 367–376.
- Cooper, W. E. Jr. and L. J. Vitt. 1987. Ethological isolation, sexual behavior and pheromones in the *Fasciatus* species group of the lizard genus *Eumeces*. Ethology 75: 328–336.
- Elpajewsky, W. S. and L. L. Sabanejew. 1906. Ergänzungen zur herpetologischen Fauna des Russischen Reichs. Zoologische Jahrbuecher Abteilung fuer Systematik 24: 247–264, Taf.18–19.
- 福山伊吹. 2019. 鹿児島県からのタカチホヘビの記録 2 例. 爬虫両棲類学会報 2019 (1) : 50–51.
- Goris, R. C. 1967. The reptiles and amphibians of Hachijojima Island. Acta Herpetologica Japonica 2: 25–30.
- Ha, N. V., T. Ziegler, T. D. Sy, M. D. Le, T. Q. Nguyen, and V. Q. Luu. 2022. A new species of the genus *Achalinus* (Squamata: Xenodermidae) from Son La Province, Vietnam. Zootaxa 5168(3): 375–387.
- Hasegawa, M. 1994. Insular radiation in life history of the lizard *Eumeces okadae* in the Izu Islands, Japan. Copeia 1994: 732–747.
- Hasegawa, M. 1999. Impacts of the introduced weasel on the insular food webs. p. 129–154. In: H. Ota (ed.) Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation. Elsevier Science B. V., Amsterdam.
- Hasegawa, M. 2003. Intraspecific variation in sexual dimorphism and mating system in relation to interisland differences in predation pressure. p. 172–189. In: S. F. Fox, J. K. McCoy, and T. A. Baird (eds.) Lizard Social Behavior. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- 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.
- Hasegawa, M. and H. Moriguchi. 1989. Geographic variation in food habitats, body size and life history traits of the snakes on the Izu Islands. p. 414–432. In: M. Matsui, T. Hikida and R. C. Goris (eds.) Current Herpetology in East Asia. Herpetological Society of Japan, Kyoto.
- Herrmann, H. and K. Kabisch. 1990. Die Herpetofauna der Insel Sachalin. Herpetofauna 12(67): 6–10.
- 疋田努. 1978. 東アジア産トカゲ属の分布と系統の諸問題. 植物分類, 地理 29 : 144–148.
- 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. 2003. 東アジア島嶼域における爬虫類の生物地理—分子と形態から見た地理的分布—. 生物科学 54 : 205–220.
- 疋田努. 2017. 島嶼の爬虫類—伊豆諸島のオカダトカゲ—. p. 72–84. 松井正文 (編) これからの爬虫類学. 裳華房, 東京.
- Hikida, T. and J. Motokawa. 1999. Phylogeographical relationships of the skinks of the genus *Eumeces* (Reptilia: Scincidae) in East Asia. p. 231–247. In: H. Ota (ed.) Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation. Elsevier Science B. V., Amsterdam.
- Hikida, T. and H. Ota. 1997. Biogeography of reptiles in the subtropical East Asian islands. p. 11–28. In: K. Y. Lue and T. Chen (eds.) Proceedings of the Symposium on the Phylogeny, Biogeography and Conservation of Fauna and Flora of East Asian Region. National Science Council, R. O. C., Taipei.
- Hikida, T., H. Ota, and M. Toyama. 1992. Herpetofauna of an encounter zone of Oriental and Palearctic elements: amphibians and reptiles of the Tokara Group and adjacent islands in the northern Ryukyus, Japan. The Biological Magazine Okinawa 30: 29–43.
- Honda, M., T. Okamoto, T. Hikida, and H. Ota. 2008. Molecular phylogeography of the endemic five-lined skink (*Plestiodon marginatus*) (Reptilia: Scincidae) of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to the relationship of a northern Tokara population. Pacific Science 62: 351–362.
- Horner, P. 2007. Systematics of the snake-eyed skinks, *Cryptoblepharus* Wiegmann (Reptilia: Squamata: Scincidae) — an Australian-based review. The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory Supplement 3: 21–198.
- Inukai, T. and K. Mukasa. 1943. Über Reptilien und Amphibien aus den Südkurilen, besonders über eine seltene fremde Schlange aus der Insel Schikotan. 北海道帝國大學理學部紀要 9 (1) : 71–75.
- 石沢知雄・作山宗樹. 2019. 青森県十和田市におけるタカチホヘビの記録. 青森自然史研究 24 : 22.
- Kaito, T. and M. Toda. 2016. The biogeographical history of Asian keelback snakes of the genus *Hebius* (Squamata: Colubridae: Natricinae) in the Ryukyu Archipelago, Japan. Biological Journal of the Linnean Society 118(2): 187–199.
- Kaito, T., H. Ota, and M. Toda. 2017. The evolutionary history and taxonomic reevaluation of the Japanese coral snake, *Sinomicrurus japonicus* (Serpentes, Elapidae), endemic to the Ryukyu Archipelago, Japan, by use of molecular and morphological analyses. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 55(2): 156–166.
- 鎌田泰彦・西岡幸一・中牧直紀・秋元不二雄. 1975. 男女群島周辺の海底地質. 長崎大学教育学部自然科学研究報告 26 : 91–107.
- Kato, J., H. Ota, and T. Hikida. 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.
- 川名美佐男・柴田保彦. 1988. 甌島列島で新たに発見された 2 種のヘビ. 大阪市立自然史博物館研究報告 43 : 39–41.
- Koizumi, Y., H. Ota, and T. Hikida. 2022. A new species of the

- genus *Scincella* (Squamata: Scincidae) from Yonagunijima Island, Southern Ryukyus, Japan. *Zootaxa* 5128(1): 61–83.
- Komaki, S. 2021. Widespread misperception about a major East Asian biogeographic boundary exposed through bibliographic survey and biogeographic meta-analysis. *Journal of Biogeography* 48(9): 2375–2386.
- 工藤晃央・稲毛真・佐川志朗・門崎允昭. 2000. サロベツ湿原のコモチカナヘビ. 森林野生動物研究会誌 25–26 : 99–107.
- Kurita, K. and T. Hikida. 2014a. Divergence and long-distance overseas dispersals of island populations of the Ryukyu five-lined skink, *Plestiodon marginatus* (Scincidae: Squamata), in the Ryukyu Archipelago, Japan, as revealed by mitochondrial DNA phylogeography. *Zoological Science* 31: 187–194.
- Kurita, K. and T. Hikida. 2014b. A new species of *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) from Kuchinoshima Island in the Tokara Group of the northern Ryukyus, Japan. *Zoological Science* 31: 464–474.
- Kurita, K., H. Ota, and T. Hikida. 2017a. A new species of *Plestiodon* (Squamata: Scincidae) from the Senkaku Group, Ryukyu Archipelago, Japan. *Zootaxa* 4254(5): 520–536.
- Kurita, K., Y. Nakamura, T. Okamoto, S. Lin, and T. Hikida. 2017b. Taxonomic reassessment of two subspecies of Chinese skink in Taiwan based on morphological and molecular investigations (Squamata, Scincidae). *ZooKeys* 687: 131–148.
- Kuriyama, T., G. Morimoto, K. Miyaji, and M. Hasegawa. 2016. Cellular basis of anti-predator adaptation in a lizard with autotomizable blue tail against specific predators with different colour vision. *Journal of Zoology* 300(2): 89–98.
- Kuriyama, T., A. Murakami, M. Brandley, and M. Hasegawa. 2020. Blue, black, and stripes: Evolution and development of color production and pattern formation in lizards and snakes. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 232.
- Kuriyama, T., H. Misawa, K. Miyaji, M. Sugimoto, and M. Hasegawa. 2013. Pigment cell mechanisms underlying dorsal color-pattern polymorphism in the Japanese four-lined snake. *Journal of Morphology* 274: 1353–1364.
- Kuriyama, T., M. C. Brandley, A. Katayama, A. Mori, M. Honda, and M. Hasegawa. 2011. A time-calibrated phylogenetic approach to assessing the phylogeography, colonization history and phenotypic evolution of snakes in the Japanese Izu Islands. *Journal of Biogeography* 38: 259–271.
- Li, K., M. Yu, Y. Wu, L. Liao, K. Tang, Q. Liu, and P. Guo. 2020. A new species of the genus *Achalinus* (Squamata: Xenodermatidae) from southeastern Yunnan Province, China. *Zootaxa* 4860(1): 116–128.
- Lin, S., C. A. Chen, and K. Lue. 2002. Molecular phylogeny and biogeography of the grass lizards genus *Takydromus* (Reptilia: Lacertidae) of East Asia. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22(2): 276–288.
- Литвинчук, С. Н. and Л. Я. Боркин. 2016. Пресмыкающиеся. p. 154–161. In: В. Н. Ефанов (ed.) Официальное издание. Красная книга Сахалинской области: Животные. Буки Веди. Москва. (in Russian)
- Lomolino, M. V., B. R. Riddle and R. J. Whittaker. 2017. Biogeography. Biological Diversity across Space and Time. Fifth Edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA. 759 p.
- Lue, K. and S. Lin. 2008. Two new cryptic species of *Takydromus* (Squamata: Lacertidae) from Taiwan. *Herpetologica* 64(3): 379–395.
- Luu, V. Q., T. Ziegler, N. V. Ha, O. V. Lo, T. T. Hoang, H. T. Ngo, M. D. Le, D. H. Tran, and T. Q. Nguyen. 2020. A new species of *Achalinus* (Squamata: Xenodermatidae) from Trang An Landscape Complex, Ninh Binh Province, Vietnam. *Zootaxa* 4877(1): 174–184.
- 前之園唯史・戸田守. 2007. 琉球列島における両生類および陸棲爬虫類の分布. *Akamata* 18 : 28–46.
- Maki, M. 1931. A Monograph of the Snakes of Japan. Dai-ichi Shobo, Tokyo. 240 p.
- Makino, T., T. Okamoto, K. Kurita, T. Nakano, and T. Hikida. 2020. Origin and intraspecific diversification of the scincid lizard *Ateuchosaurus pellopleurus* with implications for historical island biogeography of the Central Ryukyus of Japan. *Zoologischer Anzeiger* 288: 1–10.
- 松尾公則. 1994. 男女群島の爬虫類・哺乳類. 長崎県生物学会誌 44 : 22–28.
- 松尾公則. 2005. 長崎県の両生・爬虫類. 長崎新聞社, 長崎. 155 p.
- Messenger, K. R. 2021. The Asian Ratsnakes and Kin of Greater China. Kevin Messenger, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu. 174 p.
- Moriyama, J., H. Takeuchi, A. Ogura-Katayama, and T. Hikida. 2018. Phylogeography of the Japanese ratsnake, *Elaphe climacophora* (Serpentes: Colubridae): impacts of Pleistocene climatic oscillations and sea-level fluctuations on geographical range. *Biological Journal of the Linnean Society* 124: 174–187.
- Morrone, J. J. 2015. Biogeographical regionalization of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany* 28: 81–90.
- Motokawa, J. and T. Hikida. 2003. Genetic variation and differentiation in the Japanese five-lined skink, *Eumeces latiscutatus* (Reptile: Squamata). *Zoological Science* 20: 97–106.
- 向山満. 2010. 青森県尻屋崎におけるヒバカリの記録. 青森自然史研究 15 : 22.
- Murakami, A., M. Hasegawa, and T. Kuriyama. 2014. Identification of juvenile color morphs for evaluating a heredity model of stripe/non-stripe pattern polymorphism in the Japanese four-lined snake *Elaphe quadrivirgata*. *Current Herpetology* 33(1): 68–74.
- 永井龜彦. 1938. 南西諸島の動物分布. p. 49–52. 鹿児島県(編) 史蹟名勝天然記念物調査報告 第四輯. 鹿児島県.
- National Institute of Biological Resources. 2011. Red Data Book of Endangered Amphibians and Reptiles in Korea. National Institute of Biological Resources, Incheon. 125 p. (in Korean with English abstracts)
- 日本爬虫両棲類学会(編). 2021. 新日本両生爬虫類図鑑. サンライズ出版, 彦根. 232 p.
- 岡田彌一郎・木場一夫. 1931. 日本に於ける動物分布に関する考察. 動物学雑誌 43 : 320–351.
- Okamoto, T. 2017. Historical biogeography of the terrestrial reptiles of Japan: A comparative analysis of geographic ranges and molecular phylogenies. p. 135–163. In: M. Motokawa and H. Kajihara (eds.) Species Diversity of Animals in Japan. Springer Japan KK, Tokyo, Japan.
- Okamoto, T. and T. Hikida. 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. and T. Hikida. 2012. A new cryptic species allied to *Plestiodon japonicus* (Peters, 1864) (Squamata: Scincidae) from eastern Japan, and diagnoses of the new species and two parapatric congeners based on morphology and DNA barcode. *Zootaxa* 3436: 1–23.
- 岡本卓・徳田龍弘. 2020. 初山別村におけるヒガシニホ

- ントカゲの標本記録. 北海道爬虫両棲類研究報告 7: 11–13.
- Okamoto, T., T. Kuriyama, and K. Goka. 2013. An impact assessment of the alien lizard *Plestiodon japonicus* (Scincidae, Reptilia) on a threatened island population of the native lizard *P. latiscutatus* at an early phase of the biological invasion. *Biological Invasions* 15(9): 2029–2037.
- 岡本卓・竹内寛彦・鈴木大. 2019. 2013 年以降の日本産爬虫類の分類の変更および関連する話題について. 爬虫両棲類学会報 2019 (2): 202–217.
- Okamoto, T., T. Kuriyama, K. Eto, and M. Hasegawa. 2021a. A preliminary study of the morphological and ecological characteristics of *Plestiodon japonicus* (Scincidae, Squamata) on the Danjo Islands, western Japan. *Current Herpetology* 40(2): 182–189.
- 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.
- Okamoto, T., S. Tsukamoto, M. Kuro-o, T. Kuriyama, and M. Motokawa. 2021b. Complex historical biogeography of the eastern Japanese skink, *Plestiodon finitimus* (Scincidae, Squamata) revealed by geographic variation in molecular and morphological characters. *Zoological Science* 38(2): 148–161.
- 大野正男. 1968. 日本海沿岸島嶼の両棲・爬虫相. 東洋大学紀要 教養課程編 (自然科学) 9: 99–105.
- 大野正男. 1987. 日本のタカチホヘビ. 日本の生物 1 (10): 48–55.
- 大野正男. 2002. 千葉県の動物相. p. 2–15. 財団法人 千葉県史資料研究財団 (編) 千葉県の自然誌. 本編 6 千葉県の動物 1 陸と淡水の動物. 千葉県, 千葉.
- Orlov, N. L., Y. N. Sundukov, and I. I. Kropachev. 2014. Distribution of pivers of “*Gloydus blomhoffii*” complex in Russia with the first records of *Gloydus blomhoffii blomhoffii* at Kunashir Island (Kuril Archipelago, Russian Far East. *Russian Journal of Herpetology* 21(3): 169–178.
- Orlov, N. L., Y. N. Sundukov, and L. A. Sundukova. 2018. Record of a new locality and general distribution of the far eastern skink (*Plestiodon finitimus*) on the island of Kunashir (Kuril Archipelago, far east of Russia). *Russian Journal of Herpetology* 25(3): 227–235.
- Ota, H. 1998. Geographic pattern of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications. *Researches on Population Ecology* 40: 189–204.
- 太田英利. 2000. 悪石島以北トカラ諸島のニホントカゲ. p. 64–65. 環境庁自然保護局野生生物課 (編) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック— (爬虫類・両生類). 自然環境研究センター, .
- 太田英利. 2014a. オオシマトカゲ. p. 46–47. 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室 (編) レッドデータブック 2014—日本の絶滅のおそれのある野生生物— 3 爬虫類・両生類. ぎょうせい, 東京.
- 太田英利. 2014b. オオシマトカゲ. p. 77. 環境省自然環境局野生生物課希少種保全推進室 (編) レッドデータブック 2014—日本の絶滅のおそれのある野生生物— 3 爬虫類・両生類. ぎょうせい, 東京.
- Ota, H., N. Sakaguchi, S. Ikehara, and T. Hikida. 1993. The herpetofauna of the Senkaku Group, Ryukyu Archipelago. *Pacific Science* 47(3): 248–255.
- Ota, H., M. Honda, S. Chen, T. Hikida, S. Panha, H. Oh, and M. Matsui. 2002. Phylogenetic relationships, taxonomy, character evolution and biogeography of the lacertid lizards of the genus *Takydromus* (Reptilia: Squamata): a molecular perspective. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 493–509.
- Pope, C. H. 1935. The Reptiles of China: Turtles, Crocodilians, Snakes, Lizards. *Natural History of Central Asia Vol. X. The American Museum of Natural History*, New York. 604 p.
- Richmond, J. Q. and E. L. Jockusch. 2007. Body size evolution simultaneously creates and collapses species boundaries in a clade of scincid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 274: 1701–1708.
- Richmond, J. Q., H. Ota, L. L. Grismer, and R. N. Fisher. 2021. Influence of niche breadth and position on the historical biogeography of seafaring scincid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 132(1): 74–92.
- 笹森耕二. 2011. むつ川内町の両生類・爬虫類. 青森自然史研究 16: 59–62.
- 笹森耕二・山崎竹春. 2018. 青森県平内町の動物—両生類・爬虫類・哺乳類— (2). 青森自然史研究 23: 93–94.
- Scheinberg L. and J. Fong. 2022. CAS Herpetology (HERP). Version 33.55. California Academy of Sciences. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/bvoyqy> accessed via GBIF.org on 2022-03-21. <https://www.gbif.org/occurrence/543610017>
- 生物多様性センター. 2010. 日本の動物分布図集. 平凡社, 東京. 1070 p. <https://www.biodic.go.jp/kiso/atlas/>
- 千石正一 (編). 1979. 原色 両生・爬虫類. 家の光協会, 東京. 206 p.
- 千石正一・疋田努・松井正文・仲谷一宏 (編). 1996. 日本動物大百科 5 両生類・爬虫類・硬骨魚類. 平凡社, 東京. 189 p.
- Shibata, H., T. Chijiwa, S. Hattori, K. Terada, M. Ohno, and Y. Fukumaki. 2016. The taxonomic position and the unexpected divergence of the Habu viper, *Protobothrops* among Japanese subtropical islands. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 101: 91–100.
- 柴田敏隆. 1968. 三浦半島の爬虫類相. *Science Report of the Yokosuka City Museum* 14: 95–102, pl. XX–XXI.
- 柴田保彦. 1970. 隠岐より新しく記録されるシロマダラ, 並びに日本におけるシロマダラの分布とその由来についての考察 (爬虫類・ヘビ類). *自然誌研究* 1 (5): 35–44.
- 柴田保彦・浜野壮一郎・江島正郎・松尾公則. 1988. 男女群島から発見されたシロマダラ. *Bulletin of the Osaka Museum of Natural History* 42: 25–32.
- Smart, U., M. J. Ingrasci, G. C. Sarker, H. Lalremsanga, R. W. Murphy, H. Ota, M. C. Tu, Y. Shouche, N. L. Orlov, and E. N. Smith. 2021. A comprehensive appraisal of evolutionary diversity in venomous Asian coral snakes of the genus *Sinomicrurus* (Serpentes: Elapidae) using Bayesian coalescent inference and supervised machine learning. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 59: 2212–2277.
- Stejneger, L. 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory. *Bulletin of the United States National Museum* 58: I–XX+1–577.
- Stejneger, L. 1925. Chinese amphibians and reptiles in the United States National Museum. *Proceedings of the United States National Museum* 66: 1–115.
- Surget-Groba, Y., B. Heulin, C. Guillaume, M. Puky, D. Semenov, V. Orlova, L. Kupriyanova, I. Ghira, and B. Smajda. 2006. Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca Vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity. *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 1–11.
- Surget-Groba, Y., B. Heulin, C. Guillaume, R. S. Thorpe,

- L. Kupriyanova, N. Vogrin, R. Maslak, S. Mazzotti, M. Venczel, I. Ghira, G. Odierra, O. Leontyeva, J. C. Monney, and N. Smith. 2001. Interspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18(3): 449–459.
- Takehana, Y., Y. Matsuda, J. Ikuta, A. P. Kryukov, and M. Sakaizumi. 2016. Genetic population structure of the Japanese grass lizard, *Takydromus tachydromoides* (Reptilia: Squamata), inferred from mitochondrial cytochrome b variation. *Current Herpetology* 35(1): 23–32.
- 竹中 踐. 2013. 北海道の島嶼の爬虫類・両生類のいくつかの記録. 北海道爬虫両棲類研究報告 1: 19–23.
- Takeuchi, H., M. Takeuchi, and T. Hikida. 2013. Extremely low genetic diversity in the Japanese population of *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) revealed by mitochondrial DNA. *Current Herpetology* 32: 66–70.
- Takeuchi, H., H. Ota, H. Oh, and T. Hikida. 2012. Extensive genetic divergence in the East Asian natricine snake, *Rhabdophis tigrinus* (Serpentes: Colubridae), with special reference to prominent geographical differentiation of the mitochondrial cytochrome b gene in Japanese populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 395–408.
- Takeuchi, H., G. Zhu, L. Ding, Y. Tang, H. Ota, A. Mori, H. Oh, and T. Hikida. 2014. Taxonomic validity and phylogeography of the east Eurasian natricine snake, *Rhabdophis lateralis* (Berthold, 1859) (Serpentes: Colubridae), as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Current Herpetology* 32(2): 148–153.
- 照井 滋晴・徳田 龍弘. 2015. 阿寒湖周辺の森と水辺の生き物たち. 北海道爬虫両棲類研究会, 札幌. 36 p.
- Toda, M., M. Nishida, M. Tu, T. Hikida, and H. Ota. 1999. Genetic variation, phylogeny and biogeography of the pit vipers of the genus *Trimeresurus* sensu lato (Reptilia: Viperidae) in the subtropical East Asian islands. p. 249–270. In: H. Ota (ed.) *Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation*. Elsevier Science B. V., Amsterdam.
- 徳田 御稔. 1969. 生物地理学. 築地書館, 東京. 199 p.
- 徳田 龍弘. 2014. ニホンマムシの遠軽町と紋別市の生息確認について. 北海道爬虫両棲類研究報告 2: 22–23.
- 徳田 龍弘. 2018. 北海道のシロマダラ. *Caudata* 2: 36–37.
- 徳田 龍弘. 2021. ハーブソウ Hokkaido 2018–2020 結果報告書. 北海道爬虫両棲類研究報告 別冊 4. 北海道爬虫両棲類研究会, 札幌. 24 p.
- 徳田 龍弘. 2022. 増補新版 北海道 爬虫類・両生類 ハンディ図鑑. 北海道新聞社, 札幌. 103 p.
- 徳田 龍弘・本田 直也. 2018. 北海道松前町及びせたな町で発見されたシロマダラ (*Dinodon orientale*). 北海道爬虫両棲類研究報告 5: 24–28.
- Tominaga, A., M. Matsui, K. Eto, and H. Ota. 2015. Phylogeny and differentiation of wide-ranging Ryukyu kajika frog *Buergeria japonica* (Amphibia: Rhacophoridae): Geographic genetic pattern not simply explained by vicariance through strait formation. *Zoological Science* 32: 240–247.
- Tominaga, A., M. Matsui, N. Shimoji, W. Khonsue, C. Wu, M. Toda, K. Eto, K. Nishikawa, and H. Ota. 2019. Relict distribution of *Microhyla* (Amphibia: Microhylidae) in the Ryukyu Archipelago: High diversity in East Asia maintained by insularization. *Zoologica Scripta* 48(4): 440–453.
- Toriba, M. 1986. Preliminary study on the systematic status of a Danjo Islands snake. *Japanese Journal of Herpetology* 11(3): 124–136.
- 鳥羽 通久. 2007. スタイネガー (1907) に掲載された日本とその周辺地域産ヘビ類を見直す. 爬虫両棲類学会報 2007 (2): 182–203.
- Toyama, M. 1989. Distribution of the genus *Eumeces* (Scincidae: Lacertilia) in the Ryukyu Archipelago. p. 262–267. In: M. Matsui, T. Hikida and R. C. Goris (eds.) *Current Herpetology in East Asia*. Herpetological Society of Japan, Kyoto.
- 塚本 誠太. 2015. 青森県における稀少蛇類の記録. 青森自然史研究 20: 12–14.
- Ursenbacher, S., M. Carlsson, V. Helfer, H. Tegelström, and L. Fumagalli. 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data. *Molecular Ecology* 15: 3425–3437.
- Wang, J., Z. Lyu, Z. Zeng, C. Lin, J. Yang, T. Q. Nguyen, M. D. Le, T. Ziegler, and Y. Wang. 2020. Re-examination of the Chinese record of *Opisthotropis maculosa* (Squamata, Natricidae), resulting in the first national record of *O. haihaensis* and description of a new species. *Zookeys* 913: 141–159.
- Watson, C. M. and L. Gough. 2012. The role of temperature in determining distributions and coexistence of three species of *Plestiodon*. *Journal of Thermal Biology* 37: 374–379.
- Yang, S., S. Komaki, R. Brown, and S. Lin. 2017. Riding the Kuroshio current: Stepping stone dispersal of the Okinawa tree lizard across the East Asian island arc. *Journal of Biogeography* 45(1): 37–50.
- Zhao, E. and K. Adler. 1993. *Herpetology of China*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio. 522 p.