



# 太平洋島嶼におけるトカゲ類の定着, 隔離 および種分化: 分子遺伝学的な展望

Christopher C. Austin

Colonization, isolation and speciation of lizards on  
Pacific islands: a molecular genetic perspective

Christopher C. Austin

**Abstract:** Islands are important biological systems for understanding biotic diversity, evolutionary patterns, and human impact on the environment. The diversity of scincid lizards on the islands of the Pacific is impressive representing more than one-sixth the global species diversity. The distribution of skinks in the Pacific is detailed and I discuss how genetic data can provide critical information about colonization patterns, timing of colonization, species boundaries, and species relationships. The apparent decoupling of morphological and molecular evolution and the use of comparative phylogeography to understand human movements and environmental impacts are discussed.

**Keywords:** Biogeography, DNA, Melanesia, Micronesia, Papua, Phylogeography, Polynesia, Scincid

## 1. はじめに

島嶼は我々が生物相の進化を知るにあたって重要な役割を果たす。チャールズ・ダーウィンとアルフレッド・ラッセル・ウォーレスはともに自然淘汰による進化説を発見したが、彼らは島嶼の動物相に非常に影響を受けた。ダーウィンは、1859年に出版されたこの古い本<sup>1)</sup>において予見した多くのことにより、世界に生物学的な真実にたいするすばらしい洞察をもたらしたのと同様に、教会やその信者に対する侮辱をももたらした。ダーウィンの5年にわたる HMS ビーグル号での航海とその途中の島々への訪問によって、とくにガラパゴス諸島において、彼は自分の理論を結晶化させるのに必要な、失われたパズルのピースを得ることができた。同様に、同じ時期に地球の反対側で研究を行っていたウォーレスは、マレー群島で見られる莫大な多様性が自然淘汰によってどのようにを説明されるのか、このことについての手がかりを見つけていた<sup>2)</sup>。島嶼はこれまで、そして今でも、動物相や植物相の進化を知るうえで

重要なシステムである。

太平洋は世界で最も大きな地理学的な特徴をもっており、地球の表面の3分の1以上を覆い、12,000以上の島嶼を擁する。これまで大陸塊につながった過去をもたない太平洋の島嶼における動物の定着は二つの方法によってのみ起こり得る。すなわち、動物が自然の分散によってそこへたどり着くか、人間によって運びこまれるかのどちらかである。この十年間の太平洋の島嶼体系の研究によって、大きな動物相の変化や絶滅を引き起こすような環境に対する影響を人間がどのように与えてきたのかについて、様々なことが分かってきた<sup>3-5)</sup>。単純な島嶼の体系からより大きく複雑な大陸について推定することにより、人間の天然資源に対する要求が、環境に対してどのように影響を与えてきたかについて知るうえで必要な情報をもたらされると考えられる。近年、人間とともに暮らす動物から得られた分子遺伝学的な研究から、太平洋における先史時代の人間の活動に関する重要な手がかりが分かってきた<sup>6,7)</sup>。類縁関係の無い分類群の間で系統地理学的パターンが共有されるということは、歴史を共有するという証拠となり、このような比較研究によって、太平洋における人間

統計数理研究所  
The Institute of Statistical Mathematics  
4-6-7 Minami-Azabu Minato-ku Tokyo 106-8569 Japan

の活動に対する仮説についての重要な検証が行われてきた。太平洋の島嶼における人間の定着の時期と様式についての知見は、熱帯島嶼部のもろく壊されやすい天然資源に対する開発と消耗における人間の影響を知るうえでたいへん重要である。

トカゲ類は熱帯太平洋の島嶼に最も定着に成功した脊椎動物の一群で、すべての島ではないとしても、数ヘクタール以上の広さの島のほとんどに生息する。トカゲ類はこのように、太平洋の生物地理を知るうえで最も良いモデルとなる。数世紀にわたり生物地理学者は、このような遠い隔離された島々での定着がどのように行われてきたかについて考えてきた。一つの仮説はサモア(168°W)より東に位置する島々のトカゲ相は、完全に人間の関与によって、この3,500年の間で分散したというものである<sup>8-11)</sup>。種構成をみたときの固有性の欠如と形態的な単一性は、古い自然の分散(数万年~数百万年前)ではなく、人間を媒体とする最近の分散であるというこの解釈を支持する。しかしながら、人間の関与なしに、長距離の海を超えた分散をする種があることも分かっている。フィジーの *Brachylophus* は、アメリカ大陸に近縁種を持つイグアナ科の固有種であるが、このような事象の例としてしばしば引用される<sup>9, 12-14)</sup>。このような海を越えた分散は、小型のトカゲ類<sup>6)</sup>と同様に大型のトカゲ類<sup>5)</sup>でも可能なことがその他の研究によって示されている。太平洋のトカゲ類における形態的に保守的な傾向は、最近のいくつかの分子生物学的な研究によって証明されている<sup>6, 16-18)</sup>。したがって、これらの形態的に同定されない個体群は隠れた固有種(隠蔽種)である可能性があり、太平洋の爬虫類相の多様性についての現行の計算は過小評価されているようである。正確な生物多様性の評価をすることは、もろく壊れやすい熱帯島嶼の生態系を保全するためには重要である。

自然の分散と人間が仲介した分散との区別は簡単ではない。固有性は自然分散を示すものとして広く考えられてきた。もし、そのようにして隠蔽種が同定されなければ、その固有性の基準は適当でないことになる。自然分散は二つの別な方法で同定することができる。一つは化石を同定することで、これによって自然分散の仮説が支持されるが<sup>10)</sup>、太平洋に残っている化石と半化石のトカゲの研究はほとんど行われていない。しかし、太平洋における化石鳥類相の研究は、太平洋の島嶼に現存する動物相がもと

の化石時代の多様性を表していないことを示唆している<sup>5)</sup>。もう一つは遺伝学的手法によって隠蔽種を同定する方法である。これによって、人間が到着する以前に隔離された群島に分散した個体群を見つけだすことができる<sup>6, 16, 20, 21)</sup>。太平洋のトカゲ類の形態的な保守性、熱帯太平洋の島嶼における古生物学的情報の欠如、太平洋における研究努力があまり払われていないことなどにより、太平洋における分散が自然によるものなのか、あるいは人為的なものなのかという問題の解決が妨げられている。太平洋島嶼に分布するトカゲ類においては、形態の変異からその祖先や分布を記述するのは適当ではなく、より直接的に遺伝的変異を調べるほうが適当なようである。

この論文では、太平洋におけるトカゲ類の生物地理と多様性の側面について検討する。また、新しい分子生物学的手法、おもにDNA塩基配列が、生物学者が生物地理学的パターンをよりよく理解するため、あるいはこの地域での種の同定に、どのように役立つかを検討する。さらに、分子生物学的な多様性の量的な評価と系統類縁関係によって、どのように自然分散と人為的な分散を区別するか、および太平洋島嶼のトカゲ類の種分化における隔離の役割を示す。

島嶼タイプ 太平洋の12,000以上の島々は大きな3つのカテゴリーに分けられ、それらは島嶼で見られる動物相、植物相の多様性に対して生物地理学的に重要である。最初の島嶼の区分は大洋性(oceanic)と大陸性(continental)である。ニューギニア、ニュージーランド、ニューカレドニアのような大陸性島嶼は、かつて他の大陸塊とつながっていた(大陸の動物相とともに)。二番目のカテゴリー、大洋性島嶼は基本的な二つのタイプに分けられる。すなわち標高の高い島(high islands)と低い島(low islands)である。ポンペイ、フィジー、バヌアツ、ハワイのような標高の高い島は、一般的にかなり大きい。島は堆積岩と火山岩で構成され、比較的高い海拔(> 500 m)によって濃密な熱帯雨林が支えられている<sup>9)</sup>。対称的に標高の低い島は小さく、海拔も低い(< 500 m)。そして、高い島で見られるような生息環境タイプ(habitat type)の多様性は見られない。低い島の極端なものは環礁で、ふつう海拔は数メートル以内である。標高の高い島では、生息環境タイプが多様なことと島の寿命が長いことが、種分化と多様性の増加にとって重要な要素となっている。

パプア地域 ニューギニアは世界で最も大きな熱帯の島である。最も高い山の頂上は4,800 mを超え、熱帯氷河をもつ。島の地質は複雑である<sup>22,23</sup>。島の南部は、1億5,000万年前に Gondwana 超大陸から分かれてから、オーストラリア・プレートの一部となっている。5,500万年前頃、オーストラリアは南極大陸から裂け、今のニューギニアとともに北へ移動した。こうして、大陸の断片であるニューギニア島は、長い間様々な島嶼を付着し、成長してきた。このようにできた多様な地質は、間違いなく、島で見られる多様な動物相の要因の一部となっている。さらに、海面変動によって、ニューギニアは他の大陸や島嶼とつながったり孤立したりを繰り返した。

ニューギニア島で見られる爬虫類と両生類相は、島の複雑な地質史を反映している。両生・爬虫類相はオーストラリアと東南アジアのものとして構成されている。スキנק類(scincid lizards)は島では優占的な動物群である。スキנק類には、地下、地上、樹上あるいは半水中で生活するものもいる。現在では17属129種が記載されている(表1)。ニューギニアの両生・爬虫類は属レベルでは比較的良好に研究されているが、種レベルではあまり研究されていない。多くの未記載種が残されており、島からより離れた地域での調査が進めば、爬虫類の種数は数年のうちに30%は増加すると見積もられている<sup>24</sup>。

ビスマーク群島 ビスマーク群島はニューギニアの北東に位置し、ニューブリテン、ニューアイルランド、Mussau, Lavongai, マヌス諸島などが含まれる(図1)。ビスマーク諸島の両生・爬虫類相にはニューギニアで見つかる多くの種が含まれる。

ビスマーク諸島には全部で28種のスキנקが見られる。このうち6種(21%)が固有種である。固有種の一つである *Lipinia rouxi* は、形態学的なデータに基づき有効種ではないと考えられていた<sup>25</sup>。しかし、Austin<sup>16,20</sup>による分子生物学的研究と Greer & Mys<sup>26</sup>の形態学的研究は *L. rouxi* が明瞭な種であることを示した。

ソロモン諸島 ニューギニアの東に位置するソロモン諸島は、6個の大きな島の周辺に散在する小さな島々を含む(図1)。ソロモン諸島には合計33種のスキנק類が分布しており(表1)、そのうち19種(58%)が固有種である。草食性のオマキトカゲ(*Corucia zebrata*)は世界でもっとも大きなスキנק類の一つで、ソロモン諸島の固有種である。さらに *Emoia* 属8種、*Sphenomorphus* 属7種、*Tribolonotus* 属3種も固有種である。*Geomyersia glabla* も固有種であるが、この属の唯一知られた仲間(*G. coggeri*)はビスマーク群島のマヌス島の固有種であり、生物地理学的に興味深い<sup>27</sup>。

表1 パプア地域におけるスキנק類の分布と種数。  
\*の付いた属はその中に未記載種・隠蔽種が含まれていることを示す。

Genus	New Guinea	Bismarck Archipelago	Solomon Islands
<i>Carlia</i> *	9	1	1
<i>Corucia</i>	—	—	1
<i>Cryptoblepharus</i>	5	1	1
<i>Ctenotus</i>	2	—	—
<i>Egernia</i>	1	—	—
<i>Emoia</i> *	35	11	12
<i>Eugongylus</i>	2	2	2
<i>Fojia</i>	1	—	—
<i>Lamprolepis</i>	1	1	1
<i>Lipinia</i> *	5	2	1
<i>Lobulia</i> *	3	—	—
<i>Lygisaurus</i>	2	—	—
<i>Mabuya</i>	1	—	—
<i>Papuascincus</i> *	3	—	—
<i>Prasinohaema</i> *	5	—	—
<i>Sphenomorphus</i> *	51	7	10
<i>Tiliqua</i>	1	1	—
<i>Tribolonotus</i> *	2	2	4
TOTAL	129	28	33



図1 おもな生物地理区。  
メラネシアは破線で囲い、ポリネシアとミクロネシアは直線で分割した。

**ニューカレドニア** ニューカレドニアはニューギニアの南に位置する大きな島である(図1)。ニューカレドニアでは27種のスキנק類が記載され、そのうち25種(93%)がニューカレドニアの固有種である<sup>28,29)</sup>。この高い固有性は、種のレベルのみならず属レベルでも同様で、これは大陸の断片としてのニューカレドニアの長い孤立の歴史を反映したものである。このスキנק相は、7固有属を産んだ古い時代に適応放散したことを意味している(表2)。

**ポリネシア** 広範囲に広がったポリネシアの島々は、地質学的には火山性の“hot spot”によってできたものである(図1)<sup>30)</sup>。これらの小さな島々は太平洋に沈んでいる大きな火山の先端部分である。ポリネシアのスキנק相はメラネシアと比較してきわめて少なく、10種が分布するのみで、そのうち4種(40%)が固有種である(すべてが*Emoia*属)。*Emoia*のほかには2属のみポリネシアに分布する(*Lipinia noctua*と*Cryptolepharus boutonii*) (表2)。

**ミクロネシア** ニューギニアの北、フィリピン島の東に位置する群島はひとまとめにミクロネシアと呼ばれている(図1)。ミクロネシアはパラオ、カロリン、マリアナ、ギルバート諸島からなる。全部で19種のスキנק類がこの地域から記載され、そのうち7種(37%)が固有種である(表2)。

## 2. トカゲ類の多様性における分子生物学的な展望

この10年、進化の問題を解決する手法として分子マーカーが用いられることが著しく増えてきた。特に、様々な生物からDNAを増幅し配列を決定することが容易になったことは、生物学的に興味深い、長年放置されていた問題を解決する革新的な手法となった。これらの新しい分子生物学的手法は、特に太平洋における生物地理学の問題に応用できる力強い道具となる。

Mayr<sup>31)</sup>は島嶼における鳥類の多様性を調べ、高い固有性は一般に、比較的大陸から遠い島と大きな島の両方で見られることを示した。彼はこの経験的な結果を、遠く離れた島が遺伝子流動の減少を促進するという事実によるとした。高い島における低い絶滅率、大きな個体群サイズ、そして個体群の長い寿命もまた、彼の論じた大きな固有性を促進するであろう。

Mayr<sup>31)</sup>の予測に反するパターンの一つは、Adler *et al.*<sup>28)</sup>の研究に見られる。熱帯太平洋の群島におけるトカゲ科の固有性は、鳥類のような、より移動力のある他のグループとほとんど変わらないのである。鳥類に比較して乏しいトカゲ類の移動力は、個体群間の遺伝子流動に対して大きなバリアーとして働き、孤立した個体群間の遺伝的な多様性、ひいては種分化の可能性を増加させる。このパターンの一つの説明は、スキנק類の孤立した個体群が実際に種とし

表2 ミクロネシア, ポリネシアおよび太平洋中央部におけるスキנק類の分布と種数。  
\*の付いた属はその中に未記載種・隠蔽種が含まれていることを示す。

Genus	Fiji	Tonga	Vanuatu	Samoa	New Caledonia	Micronesia	Polynesia
<i>Caledoniscincus</i> *	—	—	1	—	4	—	—
<i>Carlia</i>	—	—	—	—	—	1	—
<i>Corucia</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cryptoblepharus</i> *	1	1	1	1	1	1	1
<i>Emoia</i> *	8	6	10	7	2	9	8
<i>Eugongylus</i>	—	—	—	—	—	2	—
<i>Geomyersia</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Geoscincus</i>	—	—	—	—	2	—	—
<i>Graciliscincus</i>	—	—	—	—	1	—	—
<i>Lamprolepis</i>	—	—	—	—	—	1	—
<i>Leiolopisma</i>	1	—	—	—	5	—	—
<i>Lipinia</i> *	1	1	1	1	—	2	1
<i>Mabuya</i> *	—	—	—	—	—	1	—
<i>Marmorospax</i>	—	—	—	—	2	—	—
<i>Nannoscincus</i> *	—	—	—	—	5	—	—
<i>Phoboscincus</i>	—	—	—	—	2	—	—
<i>Sigalospes</i>	—	—	—	—	1	—	—
<i>Sphenomorphus</i>	—	—	—	—	—	2	—
<i>Tachygyia</i>	—	1	—	—	—	—	—
<i>Tiliqua</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tropidoscincus</i>	—	—	—	—	3	—	—
TOTAL	11	9	13	9	28	19	10

て分化しているが、形態的な保守性のために、これらの個体群が種として確認できない(すなわち隠蔽種)というものである。最近のスキנק類についての分子生物学的研究は、形態的な保守性が固有種を同定する際の最も大きな障害の一つとなっていることを示している<sup>8, 16-18, 20, 32</sup>。

分子生物学的な多様性と形態学的な単一性 フィジー群島は太平洋中央部では最も大きな群島の一つで、固有種の率も比較的高い(45%)<sup>33</sup>。Austin & Zug(未発表)による分子遺伝学的研究によれば、固有種の一つである *Emoia concolor* は、フィジー群島内の異なる島嶼間で遺伝的な多様性が高いことから種群に相当すると考えられる<sup>34</sup>。したがって、*E. concolor* とその近縁種に見られる形態学的な保守性<sup>35</sup>は、フィジーにおける隔離と種分化の程度を反映していない。

ニューギニア原産のモス・スキנק(the moth skink) *Lipinia noctua* は人為的に太平洋中に分散した古典的な例と考えられていた<sup>8, 25</sup>。しかし、最近の分子生物学的な研究は、この見方は部分的にしか正しくないことを示した。メラネシア東部とポリネシアの *Lipinia noctua* は人為的分散の結果だが、ミクロネ

シアの *L. noctua* は自然の分散によるものである。実際に分子データは、*L. noctua* が数百万年前にミクロネシアに定着し、さらにこの自然の事象はおそらく何度かあったであろうことを示唆している<sup>6</sup>。

*Emoia impar* と *E. cyanura* はともに太平洋に広く分布している。しかし、分子生物学的手法によって、この同所的な2種が発見されたのは最近のことである<sup>17</sup>。この分子生物学による結果を示唆して行われた観察では、2種間の形態の違いのほか、生態の違い、おもに生息地の分離(すみわけ)も発見された<sup>36</sup>。これらの例は、太平洋島嶼の動物相が、以前に認識されていたよりも多様であるということを示すために行った分子生物学的方法に関する研究の一部である。

### 3. 結論

太平洋のトカゲ類に関する形態的な大きな保守性は、地域の生物地理に関する理解を混乱させてきた。以前は人為的に分散したと考えられていた種が、分子生物学的な解析によって、海を越えた自然の分散であることが分かってきた。ある場合には、これらのトカゲ類は人間がそれらの島に定着する数百万年前でないとしても、かなり古い時代に太平洋の島々にたどり着いていた。

この論文で論じた分子生物学的な研究成果は、広範な生物地理学的な結論を出す前に、太平洋のそれぞれの動物群の遺伝的構成を広く、慎重に分析する必要があることを強く示している。さらに、分子生物学的手法によって得られた遺伝学的情報と、化石動物群から得られる種の出現に関する情報をもとに形態学的研究を関連づけることが、生物学的な現実を反映した生物地理学的なシナリオを引き出すために重要と考えられる。

謝辞

Kenji Oka と Linda Worland に謝意を表す。この研究は日本学術振興会と米国科学財団の助成金によって援助を受けた (INT 9505429)。太平洋の両生・爬虫類相についての多くの有益な議論を賜った、Allen Allison, Steve Donnellan, Allen Greer, Robert Fisher に感謝する。

引用文献

- 1) Darwin, C.: The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London, John Murray, 1859.
- 2) Wallace, A. R.: On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *J. Linn. Soc. (Zool.)* 3: 45-62, 1858.
- 3) Flannery, T.: The Future Eaters. Reed Books, Sydney, 1995.
- 4) Pregill, G. and T. Dye: Prehistoric extinction of giant iguanas in Tonga. *Copeia* 1989: 505-508, 1989.
- 5) Steadman, D. W.: Prehistoric extinction of Pacific island birds-biodiversity meets zooarchaeology. *Science* 267: 625, 1995.
- 6) Austin, C. C.: Lizards took express train to Polynesia. *Nature* 397: 113-114, 1999.
- 7) Matisoo-Smith, E., R. M. Roberts, G. J. Irwin, J. S. Allen, D. Penny, and D. M. Lambert: Patterns of prehistoric human mobility in Polynesia indicated by mtDNA from the Pacific rat *PNAS* 95: 15145-15150, 1998.
- 8) Burt, C. E. and Burt, M. D.: Herpetological results of the Whitney South Sea Expedition. VI. Pacific island amphibians and reptiles in the collection of the American Museum of Natural History. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 63: 461-597, 1932.
- 9) Gibbons, J. R. H.: The biogeography and evolution of Pacific island reptiles and amphibians., 1985, *In* Biology of Australasian Frogs and Reptiles, eds. Grigg, G., Shine, R. and Ehman, H. pp. 125-142. Royal Zoological Society of New South Wales.
- 10) Crombie, R. I. and Steadman, D. W.: The lizards of Rarotonga and Mangaia, Cook Island Group, Oceania. *Pacific Science* 40: 44-57, 1988.
- 11) Case, T. J. and Bolger, D. T.: The role of introduced species in shaping the distribution and abundance of island reptiles. *Evolutionary Ecology* 5: 272-290, 1991.
- 12) Cogger, H. G.: Voyage of the banded iguana. *Australian Natural History* 18: 144-149, 1974.
- 13) Gibbons, J. R. H.: The biogeography of the *Brachylophus* (Iguanidae) including a description of a new species, *B. vittensis* from Fiji. *Journal of Herpetology* 15: 255-272, 1981.
- 14) Colgan, D. J. and Da Costa, P.: Genetic discrimination between the Iguanas *Brachylophus vittensis* and *Brachylophus fasciatus*. *Journal of Herpetology* 31: 589-591, 1997.
- 15) Censky, E. J., Hodge, K. and Dudley, J.: Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature* 395: 556, 1998.
- 16) Austin, C. C.: Molecular and morphological evolution in South Pacific scincid lizards: morphological conservatism and phylogenetic relationships of Papuan *Lipinia* (Scincidae). *Herpetologica* 51: 291-300, 1995.
- 17) Bruna, E. M., Fisher, R. N. and Case, T. J.: Cryptic species of Pacific skinks (*Emoia*): further support from mitochondrial DNA sequences. *Copeia*, 1995: 981-983, 1995.
- 18) Donnellan, S. C. and Aplin, K. P.: Resolution of cryptic species in the New Guinean lizard *Sphenomorphus jobiensis* (Scincidae) by electrophoresis. *Copeia* 1989: 81-88, 1989.
- 19) Pregill, G.: Squamate reptiles from prehistoric sites in the Mariana islands. *Copeia* 1998: 64-75, 1988.
- 20) Austin, C. C.: Phylogenetic relationships of *Lipinia* (Scincidae) from New Guinea based on DNA sequence variation from the mitochondrial 12 rRNA and nuclear *c-mos* genes. *Heredity* 23: 93-102, 1998.
- 21) Fisher, R. N.: Dispersal and evolution of the Pacific Basin gekkonid lizards *Gehyra oceanica* and *Gehyra mutilata*. *Evolution* 51: 906-921, 1997.
- 22) Chappell, J.: Geology of coral terraces, Huon Peninsula: a study of Quaternary tectonic movements and sealevel changes. *Bulletin of the Geological Society of America* 85: 553-570, 1974.
- 23) Dow, D. B.: A geological synthesis of Papua New Guinea. Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin, Australian Government Publishing Service, Canberra 201: vii+41, 1977.
- 24) Allison, A.: Zoogeography of amphibian and reptiles of New Guinea and the Pacific region., 1996, *In*: The origin and evolution of Pacific island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: patterns and processes (A. Keast and S.E. Miller eds). pp. 407-436, SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- 25) Zweifel, R. G.: Variation in the scincid lizard *Lipinia noctua* and notes on other *Lipinia* from the New Guinea region. *American Museum Novitates* 2676: 1-21, 1979.
- 26) Greer, A. E. and Mys, B.: Resurrection of *Lipinia rouxi* (Hediger, 1934) (Reptilia: Lacertilia: Scincidae), another skink to have lost the left oviduct. *Amphibia-Reptilia*, 8: 417-418, 1987.
- 27) Greer, A. E.: A new species of *Geomyersia* (Scincidae) from the Admiralty islands, with a summary of the genus. *Journal of Herpetology* 16: 61-66, 1982.
- 28) Adler, G. H., Austin, C. C. and Dudley, R.: Dispersal and speciation of skinks among archipelagos in the tropical Pacific Ocean. *Evolutionary Ecology*, 9: 529-541, 1995.
- 29) Bauer, A. M. and Vindum, J. V.: A checklist and key to the herpetofauna of New Caledonia, with remarks on biogeography. *Proceeding of the California Academy of Sciences* 47: 17-45, 1990.
- 30) Springer, V.G.: Pacific plate biogeography with special reference to shorefishes. *Smithsonian Contributions to Zoology* 367: 1-182, 1982.
- 31) Mayr, E.: Avifauna: turnover on islands. *Science* 150: 1587-8, 1965.
- 32) Donnellan, S. C., and M. Hutchinson.: Biochemical and morphological variation in the geographically widespread lizard *Leiopisma entrecasteauxii* (Lacertilia: Scincidae). *Herpetologica* 46: 149-159, 1990.
- 33) Zug, G. R.: The lizards of Fiji: Natural history and systematics. *Bishop Museum Bulletin of Zoology* 2: 1-136, 1991.
- 34) Thorpe, R. S., McGregor, D. P., Cumming, A. M. and Jordan, W. C.: DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation to geological history: mtDNA RFLP, cytochrome *b*, cytochrome oxidase, 12S rRNA sequence, and nuclear RAPD analysis. *Evolution* 48: 230-240, 1994.
- 35) Zug, G. R. and Gill, B. J.: Morphological variation of *Emoia murphyi* (Lacertilia: Scincidae) on islands of the southwest Pacific. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 27: 235-242, 1997.
- 36) Bruna, E. M., Fisher, R. N. and Case, T. J.: New evidence of habitat segregation between two cryptic species of Pacific skinks (*Emoia cyanura* and *E. impar*). *Copeia* 1996: 998-1005, 1996.

(訳: 茂木正人/東京水産大学)