

南硫黄島の陸産貝類群集の多様性

和田慎一郎¹、千葉 聡^{2*}

Diversity in land snail communities on Minami-Iwo-To Island

Shinichiro WADA¹ & Satoshi CHIBA^{2*}

1. 首都大学東京 理工学研究科 (〒192-0397 東京都八王子市南大沢)

Tokyo Metropolitan University, School of Science & Engineering, Minami-Osawa Hachioji, Tokyo
192-0397

2. 東北大学 東北アジア研究センター (〒980-8576 宮城県仙台市青葉区川内 41)

Tohoku University, Center for Northeast Asian Studies, Tohoku University, 41 Kawauchi, Miyagi, 980-8576

* schiba@cneas.tohoku.ac.jp (author for correspondence)

要旨

2017年6月に南硫黄島の陸産貝類の調査を行なった。調査によって得られた新しい知見に基づいて種構成の見直しを行い、イオウジマノミガイなど新記録種を含めて合計14種を見出した。今回新たに記録された種のうち、リュウキュウノミガイ属の1種は、未記載の固有種と考えられる。島の地点ごとの標高に対して陸貝が示す種多様性の勾配パターンは、中間の標高で最大になるというベル型を示した。これは他の地域から南硫黄島に移住定着した種が、その故郷の生息環境と類似した環境にかなり限定されて分布する結果であると考えられる。実際、頂上を中心として高標高の地点には、北ユーラシアに分布の中心をもつ北方系の種が優占し、低標高の地点には熱帯太平洋系の種が優占していた。小笠原諸島の島に比べて、島が形成されてから時間を経っていないために、種の分布が祖先集団から引き継いだ生息環境への選好性に強く制約されていると考えられる。地上性、樹上性といった生活形についても、多くの種は他地域の集団や近縁種と違いを示していなかったが、コダマキバサナギガイは、北海道の祖先集団に対し、劇的なニッチの拡大と形態の多様化を示した。またエリマキガイは、低い標高の地点で地上性から樹上性へのニッチシフトを生じていた。同じ島で、種によりニッチ保守性の違いを生じている要因や、ニッチ分化を生じているプロセスの解明は、今後の課題である。なおコダマキバサナギガイには生殖腺に多型があり、他個体と交配するタイプと自殖するタイプが含まれていた。この多型の存在が、島への定着や多様化とどのように関わるのかを解明することは今後の課題である。なお今回、南硫黄島の陸貝の生息密度などの状況は、前回の調査時とは大きく異なっていた。群集構成や密度が時間的に大きく変動している可能性があり、今後の長期的な視野に基づく調査が望まれる。

キーワード 小笠原諸島、火山列島、環境勾配、進化、適応

1. はじめに

生物の種分化や性質の多様化のプロセスを知るうえで、特に好ましい系の条件は、第一に小さく単純な閉鎖系であること、第二に明確で単純な環境の差異が存在することである。海洋島は第一の条件を満たすうえに、適応放散のような劇的な多様化が頻繁に見られることから、進化や生態研究の中心的な場となってきた。なかでも成立して間もない独立した火山島は、生物の多様化の初期過程を知るうえですぐれたモデル系となる。次に、第二の条件を満たす系として、緯度勾配や標高勾配がある。例えば孤立した山塊の生物群集に見られる性質や多様性の標高勾配は、種分化や群集形成のすぐれたモデルである。南硫黄島はこの2つの条件をともに満たす類まれな場所である。従来、海洋島で行われた陸産貝類の研究事例は多く、進化研究に大きな貢献を果たしてきたが (Murray *et al.*, 1993; Cowie, 1995; Parent & Crespi, 2009; Chiba & Cowie, 2016)、新しい火山島での研究事例は少ない。ひとつの山の標高に対する陸貝の種多様性の勾配は、アフリカ中央部の山岳地やボルネオのキナバル山などいくつかの研究事例があるが (Tattersfield *et al.*, 2006; Liew *et al.*, 2009; Wronski *et al.*, 2015)、わずかに1km という小さな空間スケールで、約1000mにもおよぶ標高差について調べられた事例はない。本調査は、これらの南硫黄島のユニークな条件に注目し、多様化の初期過程および環境勾配と種や性質の多様性、進化の関係について明らかにすることを目的として行った。

南硫黄島の陸産貝類は35年前の学術調査で3種が記録されたのち (波部, 1969・1983)、2007年に行われた本格的な陸貝調査により、13種が記録された (千葉, 2007)。この調査で得られた未記載種と考えられた種のうち、コダマキバサナギガイ (*Vertigo kodamai*) が記載された (Nekola *et al.*, 2018) が、他の種については、他地域の類縁種の調査が進んでいないことや、南硫黄島の試料の不足のために、まだ記載がなされていない。コダマキバサナギガイについては、南硫黄島のほかに、北海道東部の山地帯にのみ分布しており、北方系の種であることがわかっている (Nekola *et al.*, 2018)。南硫黄島の成立後、北海道から長距離分散により移住してきたと考えられ、新しい環境で適応進化がどのように起こるかを知るための良い材料である。

前回の南硫黄島の調査後、ノミガイ類やエリマキガイなど小笠原諸島の微小貝の研究が進み、分類が整理された (千葉ほか, 2012) ことから、南硫黄島の陸貝種構成について、再検討が必要である。例えば従来、形態からタマゴナリエリマキガイと分類されてきたタイプは父島で記載された後、絶滅したと考えられた。しかし同じ形態をもつタイプが南硫黄島で再発見された後、母島でも発見されたため、これらの遺伝的解析を行ったところ、その形態的な特徴は異なる系統で平行的に生じたものであることがわかり、タマゴナリエリマキガイはエリマキガイのシノニムとなっている (Nekola *et al.*, 2018)。以上の経緯から、種構成についての基礎的情報を得ることも、南硫黄島の調査に際しては必要である。そこでこうした種構成の調査を改めて行うとともに、種多様性の形成過程や、多様性進化の初期過程を解明することを目的として、2017年6月に南硫黄島の学術調査隊に参加し、南硫陸貝調査を行ったので、その結果について報告する。まだ一部のデータのみの解析にとどまっているため、本報告はあくまでも現時点での予報である。

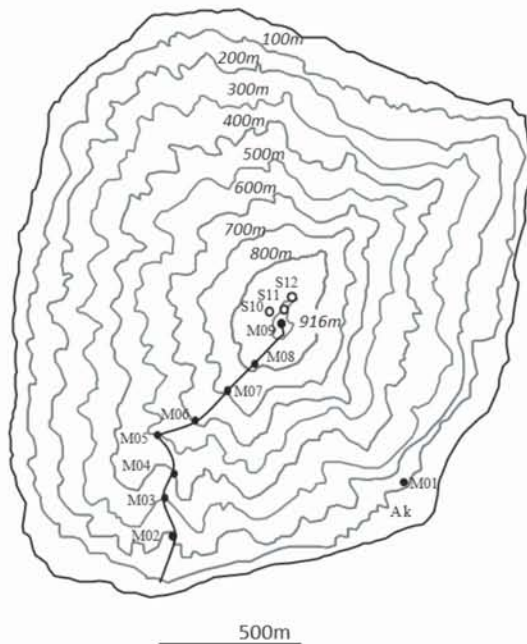


図 1. 南硫黄島と登頂ルート。黒丸は本報告で扱う陸貝調査地点。

Figure 1. A map of Minami-Iwo Island with a climbing route. Closed circles indicate survey sites.

2. 方法

陸貝の調査は、2017年6月15日ー16日および6月20日ー22日の期間に行った。本報告で扱う調査地点を図1に示した。登山ルート沿いに調査地点を選び、種構成および種ごとの個体数、生息環境、付着基質を記録した。それぞれの地点で新発見の種や、同定に注意を要する種、遺伝的な解析を要する種は、捕獲して持ち帰った。なお主要な調査地点は、ルート沿いに標高に換算しておよそ100mおきに設置した。各地点は約100m²の範囲とし、その中に4か所の1m方形区を設置して15分間の定量調査を行った。同じ標高に2地点ずつ調査地点を設定したが、半分の地点では解析が終了していなため、今回の報告書では、1地点ずつの結果について記す。各標高で設定した調査地点内での定量調査の終了後、各地点で調査地の範囲を広げて、広く調査を行い、分布する種の詳細調査を行った。なお標高200m以下の地点は、登山ルート上に調査地点を設置できなかったため、島の南東部に位置する崩壊地（通称アカバラ）に設置した。

なお頂上部およびその付近においては、他地点と同一の調査を行ったのち、特に火口およびその周縁部で、より詳細な調査を実施した。樹木上および草地にて、径1mmメッシュのふるいを用いて、陸貝の調査を行った。

各調査地点で種ごとに生活形を記録された基質上の位置から、地上性と樹上性の違いに区分した。そしてこれを同種の地点間で比較するとともに、他地域のものと比較を行った。

採取した試料の一部は現地にて 100%ないし 70%濃度のエタノール液浸標本とし、他は生かしたままの状態を持ち帰った。70%液浸標本は形態解析及び剖見に供し、生殖腺、歯舌の観察を行った。生貝については、生活史や繁殖行動の観察に供した後、剖見や遺伝子解析に供した。100%液浸標本は遺伝子解析に用いた。ミトコンドリア DNA（コダマキバサナギガイについては 16SrRNA 遺伝子領域、それ以外の種については COI 遺伝子領域）および核 DNA（ITS および 28SrRNA 遺伝子領域）の分析を行い、塩基配列の近縁種間や同種の南硫黄島内および南硫黄島と他地域間での比較を行った。

これらの試料は研究終了後、東北大学総合学術博物館に収蔵予定である。

表 1. 南硫黄島の陸産貝類リスト。島内における分布タイプと生物地理グループも示す。

Table 1. Species list of land snails found on Minami-Iwo Island. Habitat use, distribution type and biogeographical groups to which each species belongs are shown.

		生活形		島内分布 タイプ	生物地理 グループ
		南硫黄島	他地域		
Achatinellidae	ハワイマイマイ科				
<i>Eksmias kitawojimianum</i>	イオウジマノミガイ	樹上	樹上	中間域	小笠原—大東
<i>Lamellidea ogasawarana</i>	オガサワラノミガイ	樹上/地上	樹上/地上	中間域	小笠原
<i>Lamellidea</i> sp.	トウガタノミガイ属の1種	樹上/地上	—	中間域	小笠原
<i>Tomatillides tryoni</i>	トライオンノミガイ	樹上/地上	樹上/地上	海浜性	小笠原
<i>Pacificella hataiana</i>	ハタイノミガイ	樹上/地上	樹上/地上	中間域	火山列島
<i>Pacificella</i> sp.	リュウキュウノミガイ属の1種	樹上	—	中間域	火山列島
Vertiginidae	キバサナギガイ科				
<i>Vertigo kodamai</i>	コダマキバサナギガイ	樹上/地上	樹上	高地性	東北アジア
<i>Vertigo dedecora</i>	エリマキガイ	樹上/地上	地上	中間域	小笠原—大東
<i>Gastrocopta boninensis</i>	ボニンズナガイ	地上	地上	海浜性	小笠原
Punctidae	ナタネガイ科				
<i>Punctum</i> sp.	ナタネガイ属の1種	樹上	—	高地性	東北アジア
Euconulidae	シタラ科				
<i>Nipponochlamys lineatus</i>	マキシジベッコウ	地上	地上	その他	小笠原
<i>Lamprocystis hahajimana</i>	ハハヒメベッコウ	地上	地上	中間域	小笠原
<i>Lardeta boninensis</i>	ボニンキビ	地上	地上	その他	小笠原—大東
Vitrinidae	ハリガイ科				
<i>Hawaiimyscus</i>	ヒメコハクガイ	地上	地上	高地性	広域



図2. 調査により捕獲された種。1. イオウジマノミガイ、2. オガサワラノミガイ、3. トウガタノミガイ属の1種、4. トライオンノミガイ、5. ハタイノミガイ、6. リュウキュウノミガイ属の1種、7. コダマキバサナギガイ、8. ボニンズナガイ、9. ナタネガイ属の1種、10. マキシジベッコウ、11. ハハヒメベッコウ、12. ボニンキビ（エリマキガイとヒメコハクは示していない）

Figure 2. Species occurred in the surveys. 1. *Elasmias kitaivojimanum*, 2. *Lamellidea ogasawarana*, 3. *Lamellidea* sp., 4. *Tornatellides tryoni*, 5. *Pacificella hataiana*, 6. *Pacificella* sp., 7. *Vertigo kodamai*, 8. *Gastrocopta boninensis*, 9. *Punctum* sp., 10. *Nipponochlamys lineolatus*, 11. *Lamprocystis hahajimana*, 12. *Liardetia boninensis*

3. 結果

3-1. 陸産貝類の密度および種構成

前回の調査では標高 500m 以下の地点では陸貝は記録できなかったが、今回の調査では標高 120m 以上の地点で陸貝が記録された。特に 200m 以上の地点では、個体数も多く、登山ルート沿いのほとんどの地点で陸貝の生息が認められた。個体密度は、島の中腹域と山頂域で大きくなるという傾向が認められた。

前回の調査では 13 種が記録されたが、今回の調査の結果では、そのうちキバサナギガイ属の 2 種は同一種であることが判明した。過去の調査でナカダノミガイとして記録された種は、今回の調査の結果、オガサワラノミガイであり、前回の調査でノミガイとされた種は、ハタイノミガイであることがわかった。前回記録されたものの、種名が不明であったベッコウマイマイ類 2 種のうちの 1 種は、今回採集されたマキシジベッコウに対応する。しかし極めて稀であり、本種の分類についてはさらなる検討を要する。また、前回の調査で古い死殻からヒメベッコウ属の不明種とされた種は、今回ボニ

ンキビと同定したものである。一方、前回を含め過去の調査では対応するものがない種として、イオウジマノミガイ、リュウキュウノミガイ属の1種が記録された。このうちリュウキュウノミガイ属の1種は、火山列島や琉球列島でも過去に記録されたことのない種であり、未記載種と考えられる。以上から、今回の調査で記録された種は計14種となる(表1、図2)。

標高による種構成の特徴は以下のようである。

・標高 200m以下

標高 200m 以下の地点では、ボニンスナガイとトライオンノミガイが記録された。ボニンスナガイはレキ下に生息し、トライオンノミガイは主にタコノキ葉上に生息していた。ただし陸貝の生息が認められたのは、島の東南部の崩落地のごく限られた地点だけであり、登頂ルート沿いには、陸貝の生息は認められなかった。

・標高 210m～420m

標高 200m 付近より、ノミガイ類を中心に陸貝の密度は高くなり、タコノキ葉上に、トライオンノミガイとハタイノミガイが群生していた。固有種と考えられるトウガタノミガイ属の1種も標高 300m 付近から、頻繁に落葉下ないし土壤中に生息が認められた。標高 400m 地点では、イオウジマノミガイがオオタニワタリ葉上に認められた。前回の調査では頂上でのみ記録されたコダマキバサナギガイが、ごく少数ながら標高 400m 地点からも記録された。エリマキガイもこれより上部の地点で記録されたが、その分布下限に当たる標高 420m 地点では樹上性を示し、他の地点で落葉下に生息していたことと対照的であった。

・標高 500m コル～600m

標高 500m 付近から、オガサワラノミガイのオオタニワタリなどの葉上での出現頻度が高まった。ノミガイ類の密度は高いが、オガサワラノミガイ、ハタイノミガイが優占し、その大半を占めた。ハハヒメベッコウはどの地点でも生息が認められた。イオウジマノミガイは標高 500m より上部では認められなかった。

・標高 720m～820m

標高 700m 付近から、コダマキバサナギの生息密度が急速に高まった。コダマキバサナギは標高 820m 以上で特に多く、群集で優占していた。固有種と考えられるリュウキュウノミガイ属の1種に限られた地点で高い生息密度を示した。

・頂上およびその周辺

頂上と火口内のススキ原で、高密度の陸貝の生息が認められた。ふるいを用いた詳細調査の結果、火口内のススキ原と外輪山上の林内のエダウチヘゴやコブガシなど葉上から、いずれも高密度でコダマキバサナギガイ、オガサワラノミガイ、ハタイノミガイ、ナタネガイの1種の生息が示された。こ

これらのいずれの地点でも、陸貝の総個体密度は、1 平方メートルあたり 20 匹を超えていた。林内の落葉中には、コダマキバサナギガイのほか、ヒメコハクガイが場所によって群生していた。頂上周辺は個体数は多いものの、1 地点あたりの種数は必ずしも多くなかった。定量調査では多様性は著しく高いわけではないが、緩斜面であるため、広域にわたって詳細な調査が可能であり、場所によっては詳細調査の結果、トライオンノミガイやボニンスナガイなどもごく低頻度ながら出現する。それらの記録を総合すると、頂上周辺の地点の記録をすべてあわせて、11 種が記録された。

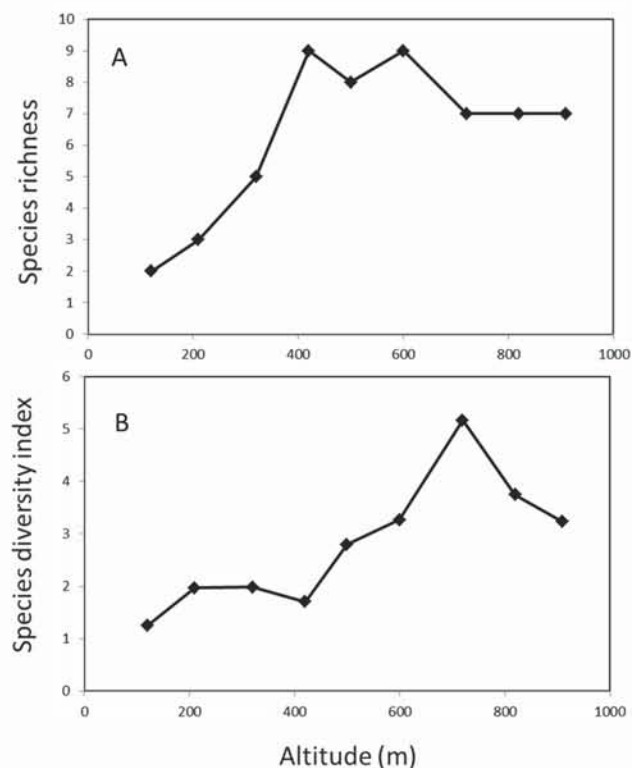


図3. 標高と種数 (A) および種多様性指数 (Simpson 指数) の関係

Figure 3. A relationship between altitude and species richness and species diversity index (Simpson index).

3-2. 種グループと他地域との比較

今回の調査で小笠原群島にも分布するイオウジマノミガイ、ボニンキビ、マキシジベッコウ、オガサワラノミガイが記録されたことから、南硫黄島の陸貝群集は、前回の調査で考えられたよりは、小笠原群島の要素を有している。また、これらの種は北硫黄島にも分布しており、南硫黄島の陸貝群集の種構成は北硫黄島に最も近い。ただし、現時点で南硫黄島の固有種と考えられる種が、依然として3 種分布することが示された点は（固有率 21.4%）、注目すべき結果である。種構成はハワイマイマイ科とキバサナギカイ科、シタラ科だけで 80%以上を占めており、海洋島である小笠原群島と比べても著しく不調和な種構成となっている。

南硫黄島の陸貝をその分布から区分すると、以下のように大きく4タイプのグループに分けることができる。

- (1) 高地性種：コダマキバサナギガイとナタネガイの1種、ヒメコハクガイを含む。これらは分布を島の中腹まで広げてはいるものの、その分布の中心は山頂部にある。
- (2) 海浜性種：低標高地に出現するボニンスナガイとトライオンノミガイであり、これらは小笠原群島でも海浜部を中心に分布する種である。ただしトライオンノミガイは中腹域にも多く生息し、いずれも詳細調査ではごく稀ながら山頂域にも記録された。
- (3) 中間域分布種：500mコルを中心に、島の中腹に特に優占している種群である。イオウジマノミガイ、ハタイノミガイ、トウガタノミガイの1種、エリマキガイが含まれる。イオウジマノミガイは、北硫黄島においても島の中腹の限られた標高だけに分布し、共通した分布上の特徴を示す。
- (4) その他：低標高地を除き、いずれの地点でも出現する種、あるいは極めて稀な種で、明瞭な標高による分布の違いが認められないものであり、上記以外の種が該当する。

標高に対する種多様性の関係は、種数、多様度指標（Simpson 指数）のいずれにおいても、島の中標高域で最大になるというベル型のパターンを示した（図3）。これは上記4タイプの異なる温度、湿度への選好性をもつグループが、限定された標高の範囲に分布する結果であると判断される。次に近縁種ないし同種の他地域の分布様式から生物地理的な区分を行うと次のようになる。

- (1) 東北アジアグループ：南硫黄島を特徴づける種であり、小笠原諸島には分布せず、本土から東北アジア地域に分布する北方系の種群である。コダマキバサナギガイとナタネガイの1種を含む。
- (2) 小笠原グループ：小笠原群島（一部伊豆諸島の最南部を含む）の固有種との共通種ないしその近縁種からなるグループである。ボニンスナガイ、ハハヒメベッコウマイマイ、マキシジベッコウ、トライオンノミガイ、オガサワラノミガイ、トウガタノミガイの1種である。
- (3) 小笠原—大東グループ：小笠原諸島と大東諸島という、広範囲の海洋島に分布する種群である。イオウジマノミガイ、エリマキガイ、ボニンキビを含む。
- (4) 火山列島グループ：北硫黄島や硫黄島に共通種ないし近縁種群が分布するが、火山列島以外には知られていない種群である。ハタイノミガイ、リュウキュウノミガイの1種が該当する。
- (5) 広域グループ：北方ユーラシアに分布する種だが小笠原群島にも分布する種で、ヒメコハクが該当する。従来本種とされるものは同胞種を含む北方系の種群と考えられ、遺伝子解析が未着手のため、南硫黄島の種が小笠原群島のものと同種であるかは不明であり、北方由来の別種の可能性もある。

これらの種を系統レベルで生物地理的な区分を行うと、山頂域を中心に分布する高地性種、すなわち東北アジアグループと広域グループは、北ユーラシアに分布する北方系である。一方、海浜性種（トライオンノミガイとボニンスナガイ）は、南太平洋に分布の中心をもつ熱帯太平洋系である。中間域分布種すなわち、小笠原、大東、火山列島に分布する上記(2)–(4)のグループの種は、北方系のエリマ

キガイを除き、すべて熱帯太平洋系である（図4）。一方、小笠原群島で優占する東南アジア～日本南部に起源をもつ熱帯アジア系は、南硫黄島では確実にそれに含まれると言える種は見つからなかった。

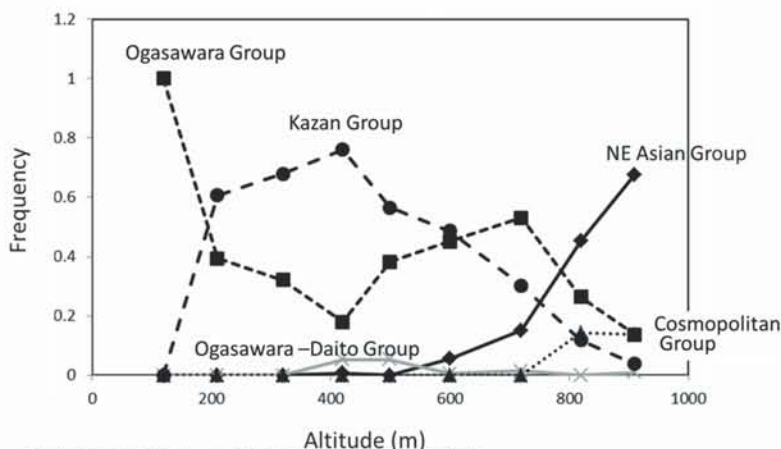


図4. 5つの生物地理グループの標高ごとの頻度分布

Figure 4. Relationships between altitude and frequencies of individuals belonging to five biogeographic groups of species.

3-3. 生活形

ノミガイ類では、標高 320m 地点で、いずれの種も樹上性から地上性にシフトした点を除けば、場所による生活形の大きな違いは認められなかった。またライオンノミガイやオガサワラノミガイ、イオウジマノミガイの生活形は、小笠原群島の同種個体群と同一であった。ハハヒメベッコウやボニンスナガイは、いずれの地点でも地上性であり、小笠原群島の同種個体群と同じ生活形であった。

コダマキバサナギガイは後述のように、いずれの地点でも、樹上性、地上性が見られた。北海道の同種集団は樹上性で地上には見られないことから、南硫黄島で利用ニッチの拡大が生じていると考えられる。エリマキガイは高標高地では、常に地上性で落葉下に出現したが、分布の下限である標高 420m 地点では、樹上性であった。小笠原群島ではエリマキガイは、ごくまれにオオタニワタリの葉上に見られることはあるものの、ほとんど常に地上性である。

3-4. コダマキバサナギガイの多様性

・形態的多様性

山頂付近ではコダマキバサナギガイが優占し、前回の調査によって示されたのと同様に、コブガシ、エダウチヘゴなどの樹上に多数が生息していたほか、落葉下にも生息が認められた。また前回は調査を行わなかったススキ草原にて調査を行った結果、多数のコダマキバサナギガイが、ススキの葉上や根元に生息していることがわかった。

これらは著しく形態の多様性に富んでおり、同一種とは思えないほど形態の異なるタイプが含まれていた。樹上のタイプは殻が薄質で殻口内唇の突起が弱く、螺層の縫合が弱いのに対し、地上で見つかるタイプは、小型で殻が厚く、殻口内唇の突起が発達する傾向があった。ススキ草原で見つかるタイプは殻形態の多様性が高く、殻高が高くなる傾向があり、特に著しく細長い個体も見出された（図5）。



図 5. 頂上周辺におけるコダマキバサナギガイの形態的多様性。スケールは 1mm

Figure 5. Morphological diversity of *Vertigo kodamai*. A scale bar=1mm

コダマキバサナギガイの南硫黄島個体群とその起源と考えられる北海道集団（日高、阿寒、占冠）の殻形態を比較したところ、北海道では集団内、集団間とも大きな形態変異と形態差は認められなかったのに対し、南硫黄島の個体群は殻高や殻口の形状など、殻の形態の多様性が著しく高まっているほか、殻口内唇の突起が弱くなっていた。北海道集団と南硫黄島集団の違いは、形態だけに基づく従来の分類に従うなら、別種とされるに十分なレベルである。

・遺伝的変異

核およびミトコンドリア DNA の分析の結果、前回と同様、南硫黄島集団と北海道集団の間に大きな遺伝的差は認められなかった。島の頂上の地点 S10-12 および M09 から、各地点 10 個体ずつ分析を行った結果、南硫黄島の集団間および異なるタイプの間に遺伝的な差異は見いだされず、いずれも同一の遺伝子型に属した。従って遺伝的には、これらはいずれも同一種の変異であり、異なる住み場所による適応を反映したものである。

・生殖腺の特徴

次に南硫黄島のコダマキバサナギガイの頂上集団について、解剖を行い生殖腺の観察を行った。そ

の結果、生殖腺の形態と繁殖機能に多型が認められた（図6）。調べた25個体中18個体は雄性生殖器（penis）をもっており、雄と雌の生殖器官をともに備えているのは7個体（28%）であった。

比較のため北海道の日高の集団について、生貝を採取し、生殖腺を調べた結果、得られた9個体中、雄性生殖器を備えていた個体は見いだされなかった（0.0%）。南硫黄島集団の方が、北海道集団よりも雄性生殖器を持つ個体の頻度が高いという結果ではあるが、北海道集団の調べた個体数が少ないため、現段階では統計学的に有意な差とは言えない。



図6. コダマキバサナギガイの生殖腺の多型。Euphallic (A) と aphallic (B)

Figure 6. Polymorphisms in genital morphology in *Vertigo kodamai*. Euphallic (A) and aphallic (B) .

4. 考察

4-1. 前回調査との比較

前回の調査結果と今回の結果の大きな違いは、島の中腹域およびそれ以下の地域で、高い密度で陸貝が記録されたことである。前回、これらの地域では500m コル地点を除き、ほとんど、あるいは全く陸貝を見ることができなかった。ところが今回は、500m コル地点のみならず、標高300m–400m にかけての地点でも、ノミガイ類がタコノキやオオタニワタリの葉上に群生している状況が見られた。この違いの理由は2点考えられる。

まず第一に、登山ルートが前回と多少異なり、300m より上の地点では、より密生した比較的湿度の高い森林内を通過した点である。林床の落葉層の発達も良く、陸貝の生息にとって良好な地点が、ルートになっていた可能性がある。今回のルートは、頂上までほぼ林内を通過しており、全体的に比較

の条件の似た環境を調査することができた点が理由であると考えられる。

第二に、前回の調査は台風の直撃を受けた後であったため、林冠が消失しており、林内がいずれの場所も著しく乾燥した状態となっていた。今回は台風が訪れておらず、林冠が閉じ、林内、落葉層とも湿潤な状態となっていた。この環境条件の違いが、陸貝の生息状況に違いをもたらしたと考えられる。

第一の点から指摘されるのは、調査地点は陸貝群集のごく一部を見ているにすぎず、依然として陸貝群集の全貌はまだ明らかになっていないということである。同じ標高でも地点により群集は大きく変化する可能性があり、同一標高内でのハビタットの变化とそれに対応した群集の变化を知ることが今後の課題であろう。

第二の点から想定されるのは、陸貝群集は環境変化により時間的に大きく変動している可能性があるということである。700m より上部では雲霧帯のため、環境の変化は小さく安定していると考えられるが、それ以下は頻繁な攪乱が起これ、個体数が大きく増減している可能性が高い。長期的なモニタリングにより、群集の時間変動を知ることが今後の課題である。

4-2. 陸産貝類の多様性分布

標高に対する種の多様性のパターンが、標高 400m~700m の、中標高の地域で最大となっていた。同様な中間の標高での陸貝種数の増大を示すパターンは、キナバル山やタンザニアの例が知られている。これらは中標高の地域が最も陸貝の生息に適した環境であること、および高標高地と低標高地に住む種が混じり合うことが理由であるとされる (Tattersfield *et al.*, 2006)。南硫黄島のケースは、それぞれの種が島内で分化した種ではなく、他から移住してきてそれぞれの標高の範囲に定着している種であることから、この種多様度の標高勾配は、高地性から海浜性まで大きく 4 つに区分される種グループの分布の重なり方を反映していると考えられる。種ごとに生息可能な標高が異なっている場合、ひとつの山においてランダムに種が構成された群集は、中間的な標高で種数が最大になるというパターン (中領域効果) を示すはずである。島の中腹では、中間域分布種に加え、海浜性種と高地性種の分布の末端が重なっているため、種の多様性が最大になると考えられる。分布末端ではごく低頻度で個体が見出されるが、これがその場所に定住しているのか、偶発的なものなのかは不明である。ノミガイ類はメジロなどの鳥に運ばれて移動することが知られており (Wada *et al.*, 2012)、島内で標高をまたいだ散布が起きている可能性があり、分布末端はこのプロセスによって維持されている可能性がある。

小笠原群島では母島において標高と陸貝の種多様性の関係が調べられている。母島では本来、陸貝の種多様性は標高に対し、単純な正の相関を示していたと考えられ (Chiba *et al.*, 2009)、これは南硫黄島のケースとは異なる。この違いの理由のひとつは、母島の標高が 460m しかない点であろうが、もうひとつの理由は、母島の場合、標高勾配を創り出している種の多くが、母島で種分化した種であるという点である。母島では湿度が高く、陸貝の生息にとって好適な高標高地で種分化が起こった結果、正の標高勾配が形成されたと考えられる。一方、南硫黄島のように島の形成が新しく、島内で十分な種形成に至っていない場所では、移住定着した種が、その故郷の生息環境と類似した環境にかなり限定されて分布する結果、中領域効果があらわれて、種多様性が標高に対しベル型のパターンを示すと

考えられる。

4-3. ニッチ保守性

南硫黄島では頂上で北方系の種が優占し、低標高地では熱帯太平洋系の種が優占していることは、その分布に祖先系統の生息環境が反映されていることを示している。このことは、ニッチ利用が生理的な性質に制約されていることを示している。このようなニッチ保守性 (Wiens & Graham, 2005) は、生活形にも認められる。ノミガイ類やハハヒメベッコウなど、ほとんどの種は、地上性が樹上性かという生活形を小笠原群島の同種と変えていない。トライオンノミガイやオガサワラノミガイは、母島などではタコノキ、オオタニワタリの葉上に特に多く生息するが、この点も南硫黄島で共通しており、住み場所の変化は検出できない。一般的に新しい海洋島では、定着している種が少なくニッチが空いており、競争相手になる種が乏しく、捕食者も乏しいので、ニッチ開放が起こり、本土の祖先集団よりも幅広い生活形をとると考えられている。ところが、これらの陸貝はこのようなニッチ開放を生じている証拠は得られず、むしろそのニッチ利用は、祖先集団と同一のものに制約されていると考えられる。

これに対して、ニッチ開放ないしニッチシフトを生じていると考えられる事例が、エリマキガイとコダマキバサナギガイに認められる。エリマキガイは、同属のコダマキバサナギガイが少ない中腹域に多く、またその分布の下限では樹上性である。一方、コダマキバサナギガイが多い高標高地では地上性となり、特にコダマキバサナギガイの密度が高い頂上付近には極めて少ない。このことは島の中で、種間の相互作用により利用ニッチの変化が生じている可能性を示唆している。北海道では樹木表面の地衣類や樹皮下だけで見られるコダマキバサナギガイが、南硫黄島では樹木の葉上のみならず落葉下やススキ草原にも進出していることは、ニッチ開放の例と考えられる。北海道では、草地には同属の他種 (クシロキバサナギガイなど) が生息し、コダマキバサナギガイは生息しないので、南硫黄島では同一の種がニッチ利用を広げ、本土なら他種が占めるニッチも占めていることがわかる。南硫黄島のコダマキバサナギガイが示す著しい形態の多様性も、このニッチ利用の拡大を反映したものであろう。実際、ススキ草原で見出される極端に細長いタイプは、その形態が北海道の草地に生息するクシロキバサナギガイなどと良く似ており、一方、木性シダなどの大きな葉に付着している卵型のタイプは、北海道の林内でフキの葉に付着している *Vertigo circumlabiata* に形態が類似している。これら異なるニッチを占めるタイプの間に、ミトコンドリア DNA のレベルで差が検出できないことから、これらはごく短い期間に分化したと思われる。適応放散の初期の過程を示している可能性が高い。これらのタイプ間に遺伝的な交流がどの程度生じているのか、種分化が起こりつつあるのかを知るため、今後 Mig-seq などを用いた詳細な遺伝子解析を行う予定である。

4-4. 繁殖様式

陸産貝類の生殖腺にはまれに雄性器官の有無に関する多型が認められる。雄性生殖器 (penis) をもつタイプ (euphallic) と、それを欠失したタイプ (aphallic) である (Barker, 2001)。Euphallic は他個体と交尾を行い、精子の交換を行うが、aphallic は交尾を行うときは常に雌となる。しかし精子をつくる

ことができるため、主に自殖を行い、交尾を行うことは少ない (Barker, 2001)。キバサナギガイ属でも、この生殖腺の多型が生じる例が知られている (Pokryszko, 1990)。南硫黄島のコダマキバサナギガイでこの生殖腺の多型が見られたことは、この種が遠距離分散を経て定着に成功したことや、その後のニッチ多様化と関係している可能性がある。Aphallic は交尾をせず、一個体で繁殖できるため、分散、定着に有利であり、また新しい環境への進出に有利である (Schrag & Read, 1992)。しかし、一旦定着に成功すると、近親交配を避けることができる点で、euphallic の方が有利となる。以上の点から、この多型が生じていることは、定着に有利な aphallic が、その後の近親交配のリスクに関して有利な euphallic への変化の途上を示している可能性がある。実際、祖先の北海道集団では、調べたすべての個体が aphallic であったことは、このプロセスを支持している。しかし調査した北海道集団は十分ではなく、この仮説の検証には、北海道のより多くの個体、集団を調べる必要がある。

4-5. まとめ

南硫黄島の陸産貝類相の特徴は、冷帯由来の種が高標高の地点に、熱帯由来の種が低標高の地点に優占し、標高差 1000m の斜面で出会い混合していることである。異なるニッチ保守性をもつ種が限定された分布をもつことが、種多様性の標高に対する勾配を創り出した主要因である。ニッチ保守性は海洋島の生態系の研究では、種間関係に比べてあまり言及されることは多くないが、海洋島の生物進化や多様化パターンを理解するうえで、重要である。しかし一方で、なぜ同じ島にニッチ保守性を示さず、柔軟なニッチ拡大やシフトを生じている種がいるのか、その違いをもたらしている理由は明らかではない。なぜ特定の系統が適応放散を示し、他の系統がそうした多様化を示さないのかという問題を理解するうえで、これらのケースは鍵となる知見を与えてくれる可能性がある。今後の遺伝子レベルの解析が、この問題を理解するうえで必要であろう。ただし、南硫黄島において、前回の調査時の状況とは大きく異なる状況が陸産貝類相に認められ、群集構成や密度が時間的に大きく変動している可能性がある。従って短期的な調査だけでは、観察されたパターンの解釈を誤る危険性がある。今後の長期的な視野に基づく調査が望まれる。

5. 謝辞

本調査は、東京都、公立大学法人首都大学東京および日本放送協会の三者が連携に関する協定を結び実施したものである。本稿の執筆にあたり、平野尚浩氏（東北大）には情報提供とともに、同定に際して御助力いただいた。山崎大志氏（東北大）には遺伝子解析およびコダマキバサナギガイの北海道集団の調査に御協力いただいた。最後に南硫黄島調査隊の全隊員および隊のサポートをいただいた全ての方々に厚く御礼申し上げる。

6. 引用文献

Barker GM, (2001) The Biology of Terrestrial Molluscs. CABI, UK.

千葉聡 (2007) 南硫黄島の陸産貝類相. 小笠原研究 33, pp. 145-154.

Chiba S, Okochi I, Obayashi T, Miura D, Mori H, Kimura K, Wada S (2009) Effect of habitat history and extinction

- selectivity on species richness pattern of an island snail fauna. *Journal of Biogeography*, 36, pp. 1913–1922.
- 千葉聡・和田慎一郎・森英章 (2012) 小笠原諸島母島における固有陸産貝類の現況. *小笠原研究年報*, 35, pp. 1–16
- Chiba S, Cowie RH (2016) Evolution and extinction of land snails on oceanic Islands. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 47, pp. 123–141.
- Cowie RH (1995) Variation in species diversity and shell shape in Hawaiian land snails: in situ speciation and ecological relationships. *Evolution*, 49, pp. 1191–1202
- 波部忠重 (1969) 小笠原諸島の貝類. *遺伝*, 23, pp. 19–25.
- 波部忠重 (1983) 南硫黄島の陸産貝類. 南硫黄島の自然, 環境庁自然保護局 (編) 日本野生生物研究センター, pp. 383–384.
- Liew TS, Schilthuizen M, Lakim MB (2010) The determinants of land snail diversity along a tropical elevational gradient: insularity, geometry and niches. *Journal of Biogeography*, 37, pp. 1071–1078.
- Murray J, Clarke B, Johnson MS (1993) Adaptive radiation and community structure of *Partula* on Moorea. *Proceedings of the Royal Society London B*, 252, pp. 205–211
- Nekola JC, Chiba S, Coles BF, Drost CA, Proschwitz T, Horsák M (2018) A phylogenetic overview of the genus *Vertigo* O. F. Müller, 1773 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae: Vertigininae). *Malacologia*, 62, pp. 21–161.
- Parent CE, Crespi BJ (2009) Ecological opportunity in adaptive radiation of Galápagos endemic land snails. *American Naturalist*, 174, pp. 898–905.
- Pokryszko BM (1990) Life history and population dynamics of *Vertigo pusilla* O.F. Muller, 1774 (Gastropoda: Pulmonata: Vertiginidae), with some notes on shell and genital variability. *Annales zoologici*, 43, pp. 407–432.
- Schrag SJ, Read AF (1992) Temperature determination of male outcrossing ability in a simultaneous hermaphrodite. *Evolution*, 46, pp. 1698–1707.
- Tattersfield P, Seddon MB, Ngereza C, Rowson B (2006) Elevational variation in diversity and composition of land-snail faunas in a Tanzanian forest. *African Journal of Ecology*, 44, pp. 47–60.
- Wada S, Kawakami K, Chiba S (2012) Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, 39, pp. 69–73.
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, pp. 519–539.
- Wronski T, Apio A, Semwanga NM, Hausdorf B (2015) Diversity patterns in the land-snail fauna of Afrotropical forest in the Rwenzori Mountains in Uganda. *Journal of Molluscan Studies*, 82, pp. 161–168.

SUMMARY

Diversity in land snail communities on Minami-Iwo-To Island

Shinichiro WADA¹ & Satoshi CHIBA^{2*}

1. Tokyo Metropolitan University, School of Science & Engineering, Minami-Osawa Hachioji, Tokyo, 192—0397

2. Tohoku University, Center for Northeast Asian Studies, Tohoku University, 41 Kawauchi, Miyagi, 980—8576

* schiba@cneas.tohoku.ac.jp (author for correspondence)

A survey of land Mollusca on Minami-Iwo-To Island was conducted in June 2017. Information on land snail fauna was revised and 14 species were recorded. Among these species, *Lamellidea* sp. seems to be a new species endemic to the island. A graph of species diversity in relation to the altitude of the survey sites exhibited a hump-shaped curve, supporting the hypothesis of mid-domain effects, with individual species distributed within a limited range of altitudes and showing niche conservatism. Species derived from northern Eurasia dominated at high altitude sites, while those from the tropical Pacific were observed at low altitude sites. Although many of the observed species showed niche conservatism in terms of habitat use, *Vertigo kodamai* showed expanded habitat use on the island, and *V. dedecola* showed habitat shifts at low altitudes. These patterns may reflect the initial stages of adaptive divergence of these species. Polymorphisms in genital morphology, including aphallism and euphallism, were found in *V. kodamai* populations, suggesting that reproductive traits potentially contribute to the success of long distance dispersal and extension of habitat use. Characteristics of snail populations (e.g., density) observed in the present survey were largely different from those seen in previous surveys, implying temporal changes in the structure and composition of the island snail community on the island.

Key words

Adaptation, Environmental gradient, Evolution, Kazan Islands, Ogasawara Islands.