

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 5 月 27 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24340128

研究課題名(和文)過去で未来を守る：保全古生物学の確立に向けて

研究課題名(英文)Conservation palaeontology: protecting future biodiversity by past information

研究代表者

千葉 聡 (CHIBA, Satoshi)

東北大学・東北アジア研究センター・教授

研究者番号：10236812

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 15,600,000円

研究成果の概要(和文)：小笠原諸島と琉球列島の陸貝群集の化石、現生試料の研究から、過去の環境変動を明らかにし、それが群集に及ぼした影響を調べた。炭素、酸素同位体比分析と殻の形態解析の結果から、最終氷期末の約1万年前に、植生が湿性なものから乾性なものへと急速に変化し、それによる絶滅と種構成の変化が起きたことが示された。小笠原では人の入植した300年前以降にも大きな植生の変化があり、それに伴い群集構成はさらに乾性的なものにシフトした。過去には現在よりも湿性な植生が分布し、その環境を好む陸貝群集が成立していたと考えられた。陸貝群集の保全には、上記群集の変化を考慮に入れる必要がある。

研究成果の概要(英文)：Temporal changes in environmental condition and its impacts on community were estimated by investigating fossil and modern land snail assemblages on the Ogasawara and Ryukyu Islands. The results of stable isotope analyses and morphological analyses suggest that habitat shift from wet to dry condition occurred at the end of the last ice age (ca. 10ka), and it caused serious extinction and rapid changes of species composition. On the Ogasawara Islands, extinction of land snails occurred due to large changes in vegetation after 300 years ago when first human immigration occurred. These suggest that habitat of these islands were formerly more moist than the present condition, and land snail species adapted to wet habitat were dominated in the community in the past. These information would be crucial for conservation plan for these snails.

研究分野：古生物学

キーワード：陸産貝類 化石 群集 気候変動 保全 絶滅

1. 研究開始当初の背景

温暖化や外来種問題などグローバルな環境攪乱の影響が懸念される現在、気候変化や人間活動に伴う絶滅や分布の変遷など、過去の生物情報の重要性はいっそう高まりつつあり、それを生態系や生物多様性の保全活動に活かそうという古生物学の立場も強調されている (Dietl and Flessa, 2011)。これまでの数多くの古生物学的研究で、化石記録を用いて推定された環境変動に関する豊富な研究例があり、かつ化石情報の重要性は広く認識されているにもかかわらず、従来の保全生物学の現場では、古生物学の知見はほとんど活用されてこなかった。こうした過去の情報の欠如ゆえに、人為の影響を最小化した系を生態系修復のゴールとした場合、生態系や個体群の回復目標や種の危急度の判断に困難を生じる事例が多い (Schlaepfer, et al 2011)。

もし、化石記録から得られる情報を駆使して、過去の環境変化と生態系の劣化の関係を明らかにし、絶滅が起きた理由を明らかにすることができれば、生き残っている希少種の安定な維持のために必要な情報を得ることができるだろう。またこのような情報があれば、生態系修復を行う場合に、どのような性質の群集を作り出せばよいのか、その長期目標の設定や、適切な回復計画の立案をするのに役立たせることができるだろう。

このような研究を行う上で、陸産貝類はすぐれた材料である。第一に、陸貝は植生の変化に対して敏感で、特定の植生タイプに対し対応した種構成を示す。そのため種構成から過去の植生を推定することができる。第二に、殻の色彩や形態が、環境要因 (温度など微小環境) の状態を反映するので、周囲の環境変化に対する応答を検出できる。第三に、殻の化石が豊富に産出することから、殻に残された情報を用いて、過去の環境変化を直接推定することができる。

特に小笠原諸島や琉球列島は多様な陸貝が生息するとともに、化石記録が豊富に存在するため、上記の問題を扱う上で適したものであると言える。そして、小笠原諸島は世界遺産に登録され、また琉球列島は世界遺産への登録を目指しているところであり、これら陸貝は重要な保全対象であるとともに、これらの地域の生態系修復は急務の課題となっている。従って、これらの地域で、陸貝を用いて上記の視点に基づく研究を行うことは、保全生物学的に非常に大きな意義を持っている。

2. 研究の目的

本研究では以下の3項目の目的について研究を進めた。各課題の研究から得られた成果をモデルケースとし、それらを総合し、古生物学から保全にアプローチするための基礎技術として提案する。

(1) 陸貝の絶滅と群集の劣化を引き起こした環境変動の推定

小笠原諸島と琉球列島の化石陸貝群集の種構成の変化から、過去4万年間の環境変化を推定する。現生種の種構成と植生の関係から、陸貝の種ごとの植生に対する選好性を明らかにする。そしてその関係を用いて、化石記録で認められた種構成の変化から、過去の植生の変化を推定する。

(2) 陸貝の殻の形態変化と環境変動の関係性の抽出

小笠原諸島および琉球列島において現生種集団の殻の特徴や殻の炭素安定同位体比と生息環境の関係を検出する。得られた化石記録中の殻の形態的特徴および炭素安定同位体比の時間的变化に、上記の関係性を適用することにより、過去の環境変化とそれに対する陸貝集団の応答について推定する。

(3) 生態系修復の目標設定

小笠原諸島の森林生態系を例として、化石陸貝の群集組成から、生態系修復の候補地となる父島南部と南島の植生を推定し、将来的に復元すべき森林のタイプを定める。これらの地域はノヤギの食害のため、在来植生が著しく劣化、変質しており、その植生回復を目的とした事業が始まっている。そこで目標とすべき地域本来の植生を推定する。

(4) 陸貝希少種の保全

小笠原諸島をモデルとして、得られた過去の絶滅や環境変動の種ごとの影響のデータから、保全上特に留意すべき種を抽出する。それをもとに今後の陸貝保全のために必要な対策について提案する。

3. 研究の方法

(1) 化石試料

陸産貝類の化石は、小笠原諸島では父島や母島、南島などの砂丘や古土壌、段丘堆積物および石灰岩の裂罅堆積物から採取した。琉球列島では、喜界島の古砂丘堆積物、沖縄・宮古の石灰岩の裂罅堆積物から採取した。

(2) 化石の年代決定

陸貝化石の土壌堆積物中の位置は、おおよそ化石の年代を反映するが、地層中の上下で逆転している例もある。そこで陸貝殻の放射性炭素年代を個体ごとにAMS法により測定した。陸貝では土壌中から直接摂取した炭素により、実際よりも古い年代を示すケースがあるが、小笠原のカタマイマイや琉球列島のヤマタニシではこうした年代異常は観察されないことが確認されている。一方、琉球列島に多いウスカワマイマイやSatsumaは500~2000年の年代異常を示すことが分かっている。そこでこれらの種は2000年の誤差を年代値に含めた。得られた放射性炭素年代は、暦年代に較正した。

次に得られた年代から、産出する種の時間分布を推定した。小笠原は16世紀に発見されたことから、300年前以降の絶滅は人為的に引き起こされたものであり、それ以前の化石記録は、人為の影響を受けていない群集であると判断できる。父島南部と南島の化石試料について行い、絶滅年代を確認した後、それ以前の年代の試料について、種構成の解析を行った。琉球列島の喜界島や沖縄、宮古では、人の進出年代が不明であるため、一括して取り扱うものとした。

(3) 化学分析

陸貝殻の炭素及び酸素安定同位体比の分析を行った。分析は現生種の生貝について行い、生息場所の環境要因と安定同位体比の相関を求め、また生息地の植生との関係を調べて、安定同位体比からこれら環境要因を推定するモデルを作成した。

次に化石陸貝殻についても炭素及び酸素安定同位体比の分析を行った。そしてそれらの値の時系列変化を調べた。このデータに対し、上記の現生種から得られた環境要因や植生との関係性を示すモデルを適用し、過去の環境変化や植生の変化を推定した。

(4) 形態解析

小笠原諸島および琉球列島の陸貝現生種および化石種について、ランドマーク法により形態解析を行った。得られたデータセットは主成分分析により解析した。高次分類群レベルで共通な性質を系統的な制約として排除したのち、得られた変量と環境要因や植生との関係をGLMMを用いて解析した。

殻の色彩についても検出、判別を行った。化石で色帯が不明な者については、紫外線照射を行って検出した。色彩についても、環境要因や植生との関係をGLMMを用いて解析した。

(5) 遺伝子解析

現生種や現生近縁集団の判定のため、ミトコンドリアDNAと核DNAによる系統推定を行った。同種かどうかの判定は、従来の分類によるのではなく、極力今回の系統推定の結果に基づく。

遺伝子解析は現生集団の遺伝的変異のレベルを推定するためにも用いた。この目的では、特にマイクロサテライトDNAの分析も行った。

4. 研究成果

(1) 非人為的環境変化による化石陸貝群集の組成変化

小笠原諸島や琉球列島の陸貝化石の群集組成を解析した結果、いずれの地域、島においても、約1万年前に種の絶滅と、大規模な種の入替わりが起きたことが示された。

現生種との比較では、この時期の絶滅は、小笠原諸島では現在は湿性な植生に生息す

るオカモノアラガイ類やヒシカタマイマイ近似種、エンザモドキ類、マルクボエンザ近似種で起きており、また喜界島では、湿性かつ寒冷な場所に住むヤマボタルや湿性な環境に住むクロマイマイ(トコヨマイマイ)で起きていた。このことから、この時期に湿性な環境から乾燥した環境に移行し、これが群集の変化をもたらしたと考えられる。

(2) 人為的環境変化による化石陸貝群集の組成変化

小笠原諸島においては、約300年前に再度の大きな群集組成の変化が生じ、20-30%の種が絶滅した。1万年前の絶滅と300年前の絶滅で、分類群単位で局所絶滅率を比較してみると、両者には有意な相関が認められた。つまり、1万年前に高い絶滅率を示した分類群は、300年前にも高い絶滅率を示した。300年前の絶滅は、人為的な森林破壊や改変によって生じたと考えられることから、この変化は、湿性な植生を好む種においてより厳しく働いたと考えることができる。

(3) 形態の時間的変化

小笠原諸島の父島と南島、琉球列島の喜界島において、オナジマイマイ科の種で、約1万年前に顕著な小型化と殻形態の扁平化が生じたことがわかった。さらにその後の1万年間に、いずれの島でも殻の色彩の明色化が生じたことがわかった。これらの形態変化はどの島でも共通に起きていることから、氷期の終りに伴う共通の環境変化要因に起因すると考えられる。

現生集団では小型扁平な集団は、特に琉球列島においては、北部のより湿性な植生の環境で見られる傾向があった。特にタメトマイマイ-パンダナマイマイ類はこの傾向が著しく、従来別種とされていた集団が、系統的に近い同一種に含められた。この現生集団に認められる環境要因との関係から、1万年前以降に乾燥化が生じ、それに対する応答として形態変化が生じたと考えられた。

さらにこれと共通の変化が、300年前以降の小笠原におけるカタマイマイ類においても生じていることがわかった。人為的な開発による湿性植生の喪失が、カタマイマイ類に対し、ごく短期間で乾燥環境への適応進化をもたらした可能性が高い。

なおこの形態の扁平化は、生息環境と殻の力学的なモデルから、乾燥化に伴い高木がなくなり、また落葉層が貧弱となり、生息環境の立体構造が乏しくなったことに起因すると考えられた。

現生個体群について遺伝的変異の分析を行い、集団の履歴や過去の環境変化が集団構造にどのような影響を及ぼしたかを推定した結果、小笠原のカタマイマイ類や琉球列島のオナジマイマイ種群では顕著な過去の集団サイズの減少や交雑が、環境変化によって引き起こされた可能性が示された。これら

は化石記録から得られた群集組成の変化、種の絶滅などの事象と調和的である。

(4) 安定同位体比の変化

陸貝殻の炭素安定同位体比の分析結果から、特に乾燥した草原状の環境では、高い $\delta^{13}C$ 値を示すことがわかった。これは高温で乾燥環境に耐性のあるC4植物の分布を反映していると考えられる。

化石記録から殻の炭素安定同位体比の時間的変化を調べたところ、喜界島と小笠原父島、南島で、1万年前に顕著な増加が認められた(図1)。これはこの時期に植生がC4植物を多く含むより乾燥した植生に移行したことを示す。

300年前の変化に関しては、小笠原父島の南崎や袋沢など海岸に近い地域でとくに増加が認められた。これらの結果は、群集組成や形態変化から推定される植生変化と調和的である。

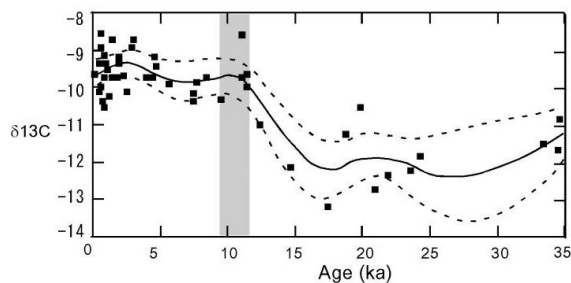


図1 陸貝化石記録に見られる炭素安定同位体比の時間変化

(5) 保全上の意義

本研究では、小笠原諸島と琉球列島のいずれにも共通の環境変化と、それに対する陸貝の群集組成および形態的な応答があったことが示された。このことから、いずれの島嶼においても、現在分布が縮小し、希少種となっている種群は、湿性環境を好む種であると考えられる。

小笠原諸島については、人の入植した300年前以降にも大きな植生の変化があり、それに伴い群集構成はさらに乾性的なものにシフトしたことが示された。このことから、湿性環境にもともと生息していた種が絶滅し、また分布の縮小が起き、希少種となっていることがわかる。こうした希少種の存続には、特に湿性環境が安定的に維持されることが重要であることがわかる。実際、現生の湿性林に住む種は、いずれも分布域が狭く、密度も低い。これは最終氷期の終了に伴う環境変化と、人為的な森林破壊に伴う環境変化が、セットで陸貝群集に影響を及ぼした結果である。

人の入植以前、さらには最終氷期以前においては、現在よりも湿性な植生が広く分布し、その環境を好む陸貝群集が成立していたと考えられる。陸貝の種組成や形態的特徴から

推定された300年前の小笠原諸島、父島南崎や袋沢、南島の環境は、現在よりもはるかに湿性であった。袋沢は現在の母島石門に残るようなウドノキ等が優占する湿性高木林で覆われ、南崎や南島は、ビロウが優占する湿性林が分布していたと考えられる。これら過去の植生の推定は、今後これらの地域の生態系修復を進め、この地域本来の植生を復元するうえで、基準となりうるものである。このような湿性な植生の復元は、希少陸貝種の野外への再導入を考える場合にも重要であり、今後陸貝群集の再生とセットで検討すべき課題であると考えられる。またこの結果は、生態系修復の過程では、上記のように再生すべき目標となる環境を化石記録により推定復元することが有効であることを示している。

陸貝種のなかで特に保全上の優先順位の高い種は、残存する湿性環境に生息する種である。過去の歴史的証拠から判断して、人為的な開発だけでなく、今後予想される温暖化に伴う森林の乾燥化に対し、これらの種は非常に脆弱であると考えられる。人工繁殖などの域外保全にあたっては、これらの種を優先的に扱い、そのための技術開発を進めていく必要がある。こうした今後の希少種や環境の保全対策を進めるうえで、本研究の成果は重要な基礎を提供するものである。

<引用文献>

Dietl, G.P., Flessa, K.W. Conservation paleobiology: putting the dead to work. *Trends Ecol Evol.*, 26, 2011, 30-7

Schlaepfer, M.A., Sax, D.F., Olden, J.D., The potential conservation value of non-native species. *Conservation Biology*, 25, 2011, 428-437

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計8件)

Hirano, T., Kameda, Y., Chiba, S., A new species in the genus *Aegista* from Chugoku district, Japan (Gastropoda: Heterobranchia: Stylomatophora: Camaenidae). *Molluscan Research*, 査読有、2014、印刷中

Hirano, T., Kameda, Y., Kimura, K., Chiba, S., Divergence in the shell morphology of the land snail genus *Aegista* (Pulmonata: Bradybaenidae) under phylogenetic constraints, *Biological Journal of the Linnean Society*, 査読有、Vol.114, 2014, pp.229-241
DOI: 10.1111/bij.12407

Hirano, T., Kameda, Y., Chiba, S., Phylogeny of the land snails Bradybaena and Phaeohelix (Pulmonata: Bradybaenidae) in Japan, Journal of Molluscan Studies, 査読有、Vol.80、2014、pp.177-183
DOI: 10.1093/mollus/eyu004

Hirano, T., Kameda, Y., Kimura, K., Chiba, S., Substantial incongruence among the morphology, taxonomy, and molecular phylogeny of the land snails Aegista, Landouria, Trishoplita, and Pseudobuliminus (Pulmonata: Bradybaenidae) occurring in East Asia, Molecular Phylogenetics and Evolution, 査読有、Vol.70、2014、pp.171-181
DOI: 10.1016/j.ympev.2013.09.020.

Wada, S., Kameda, Y., Chiba, S., Long-term stasis and short-term divergence in the phenotypes of microsnails on oceanic islands, Molecular Ecology, 査読有、Vol.22、2013、pp.4801-4810.
DOI: 10.1111/mec.12427

Wada, S., Chiba, S., The dual protection of a micro land snail against a micro predatory snail, PLoS ONE, 査読有、Vol. 8、2013、 e54123、
DOI:10.1371/journal.pone.0054123

Okajima, R., Chiba, S., Adaptation from restricted geometries: The shell inclination of terrestrial gastropods, Evolution, 査読有、Vol.67、2013、pp.429-437
DOI: 10.1111/j.1558-5646.2012.01772.x.

Kimura, K., Chiba, S., Delayed spermatophore removal from the mate's genitalia in the land snail Euhadra peliomphala, Biological Journal of the Linnean Society, 査読有、Vol.108、2013、pp. 806-811
DOI: 10.1111/bij.12008.

〔学会発表〕(計3件)

Chiba, S., Patterns of divergence and extinction in land snails on the oceanic Ogasawara Islands., New Zealand Ecological Society, Massey University (Palmerstone North, new Zealand) 2014年11月24日

千葉聡、スケールを変えて見た在来種の外来種への応答、日本生態学会、広島国際会議場(広島市) 2014年3月16日

Chiba, S., Antagonistic changes in colour polymorphisms of land snails between local populations and metapopulations, World Congress of Malacology, University of

Azores (Azores, Portugal) 2013年07月21日

6. 研究組織

(1) 研究代表者

千葉 聡 (CHIBA, Satoshi)
東北大学・東北アジア研究センター・教授
研究者番号: 10236812

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

牧野 渡 (MAKINO, Wataru)
東北大学・大学院生命科学研究所・助教
研究者番号: 90372309