

## 父島に生息するアフリカマイマイの殻形態に基づく種内変異の解析

植木拓郎・富山清升

〒 890-0065 鹿児島市郡元 1-21-35 鹿児島大学理工学研究科理学系生物学コース

## 要旨

アフリカマイマイの殻形質比較による個体群間変異の解析を行った。1987年から1989年にかけて、小笠原諸島父島の4箇所の個体群から採集されたアフリカマイマイのサンプル計200個体をKameda式、Urabe、Tomiya式の3種類の計測法を用いて殻形態を計測した。その計測値を元に、ユークリッド距離とマハラノビス距離を用いてクラスター分析によりデンドログラムを作成した。その結果、ユークリッド距離を用いて作成されたデンドログラムでは採集ポイントごとにクラスターを形成する結果となったが、マハラノビス距離を用いて作成されたデンドログラムは各地点間の差がないことを示す結果となった。ユークリッド距離でクラスター分析を行った結果、3種類の計測法のいずれの場合も採集ポイントごとにクラスターを形成した。これは各個体群間で殻の大きさの差を反映したものであり、本種の環境変異を強く反映したものと考えられる。マハラノビス距離によりクラスター分析を行った結果では、殻の形態差を反映した結果となり、明瞭なグループ分割はできなかった。以上の結果から、アフリカマイマイが父島内部の個体群間で遺伝的分化を起しているとは考えにくいことが示唆された。

## はじめに

外来種問題が近年世界で取り上げられるようになってきており、注目を集めている。その中でもアフリカマイマイ *Achatina (Lissachatina) furica* (Ferussac) はその繁殖力と旺盛な摂食性から、世

界各地で爆発的に増殖し、各地で甚大な農業被害をもたらしている。日本へは1932年に田沢震五・宮島龍華の両名によって4個体ずつの計8個体の本種が持ち込まれたとされている。その後、日本では無霜地帯である沖縄県、奄美群島、小笠原諸島に定着した(富山, 2019)。

生物が急速な生息域の拡大や繁殖を行う中で生物が種分化を起こすことがあり、ケープミツバチ *Apis mellifera capensis* をその実例として挙げる事ができる。ケープミツバチのある系統では、人為による環境変化により、わずか数10年で種分化を起こした例がある(Hepburn et al., 2004)。また、陸産貝類は移動能力に乏しく、局所的に遺伝的分化や種分化が起きやすい傾向にある。この傾向は、隔離の生じやすい島嶼域において著しく、地質学的に長期隔離された結果、島ごとに固有種や固有亜種が存在する事例も多い(鹿児島県, 2003; 富山ほか, 2015)。貝類の種内変異を調べるために近年では、殻形態や生殖器形態に加えて、DNAの塩基配列比較に基づく研究等も行われている。しかし、中山(2009)ではチャイロマイマイの殻形態による地理的分布とCO1ハプロタイプの地理的分布が一致していないことが報告され、中山(2016)のタネガシマイマイを用いた同様の研究では、殻形態においては地理的分布と一致する傾向にあったが、ミトコンドリアDNAを用いた系統解析では、変異が非常に小さい結果となったことが報告されている。

小笠原諸島は非常に多くの固有種を有している島である。また、それと同時に多くの外来種が

Ueki, T. and K. Tomiyama. 2022. A biogeographical study of intraspecific variation of land snail *Achatina (Lissachatina) furica* (Ferussac) (Achatinidae) based on shell characters. *Nature of Kagoshima* 48: 257-265.

✉ KT: Department of Earth & Environmental Sciences, Faculty of Science, Kagoshima University, 1-21-35 Korimoto, Kagoshima 890-0065, Japan (e-mail: k2490509@kadai.jp).

Received: 3 March 2022; published online: 7 March 2022; [https://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK\\_048/048-046.pdf](https://journal.kagoshima-nature.org/archives/NK_048/048-046.pdf)



Fig. 1. 採取地の地図.

流入し定着している島でもある。それらの外来種が小笠原諸島に適応し、種分化を起しているかは明らかになっていない。今回はそれらのモデルケースとしてアフリカマイマイを用いることとした。

本研究では1987年から1989年にかけて宮之浜道、三日月山南、宿舍裏、夜明山の計4箇所で採集されたアフリカマイマイのサンプルをその地域に生息する個体群とみなした。そこから採集された個体を用いて、Urabe (1998) や今村 (2016) で用いられた Urabe 式、Kameda et al. (2007) や中島 (2009) で用いられた Kameda 式、Tomiyama (1984) で用いられた Tomiyama 式の3つの計測法を用いて殻形態を比較した。これらの個体群間変異を比較することで、計測法の有効性を検証するとともに、アフリカマイマイが局所的に種分化を

起しているかどうかを調査することを目的とした。

## 材料と方法

**材料** 本研究では、1987年10月から1989年4月までに東京都・小笠原諸島の父島で採取されたアフリカマイマイを対象として行った。採取地は父島内の三日月山南部・夜明山・宮之浜道・宿舍裏で採取されたものを用いた。三日月山南部、夜明山、宮之浜道、および、宿舍裏の詳細な位置は Fig. 1 と Table 1 に示す。

アフリカマイマイは腹足綱柄眼目アフリカマイマイ科で、アフリカ東部海岸のモザンビーク付近が原産の大型陸生貝類である。日本でよくみられる陸産貝類とは異なり、細長い殻を持つ。殻のサイズは最大で20 cm を超えるといわれている。体層は殻高の2/3を占める。軸層は白色で、外層と交わる場所で小湾入をつくる。殻口の外層は薄くて肥厚しない (伊藤, 1983)。熱帯アフリカの原産であるが、人為的移入によって太平洋諸島を中心に広く分布が広がった。日本に1932年に約8個体が持ち込まれたものが、日本に分布するアフリカマイマイの起源とされており、農業の副業で食用カタツムリを養殖するという目的で全国各地に移入された。しかし、日本では陸産貝類を食べる習慣がなかったことを主な理由として野外に放置されることとなった。また、1936年には有害動物に指定され飼育が禁止されたことから、多くの個体が野外に放たれることになった。その後、いくつかの地域では爆発的に増殖はしたものの、現在では減少し、無霜地帯である沖縄県、奄美群島、小笠原諸島に定着している (富山, 2019)。

**方法** アフリカマイマイ採取地、採取年ごとの個体群間の殻形態の差異を調べるために、サンプルの各採取地点から20個体ずつ、計200個体を用いて殻形態の計測を行った。計測にはデジタルカメラ (Canon IXY 650) で撮影した殻の画像を使用し、画像計測ソフトウェアの Micro Measure (ver. 1.0) を用いて行った。殻の計測については、Urabe 式、Kameda 式、および Tomiyama

Table 1. 採取地点と計測個体数.

ポイント	採取地点名	採取年月	計測個体数
A	宮之浜道	1987年10月	20
		1988年3月12日	20
B	宿舍裏	1988年3月11日	20
		1989年4月17日	20
C	三日月山南	1987年10月1日	20
		1988年3月9日	20
		1989年4月19日	20
D	夜明山	1987年10月1日	20
		1988年3月10日	20
		1989年4月18日	20

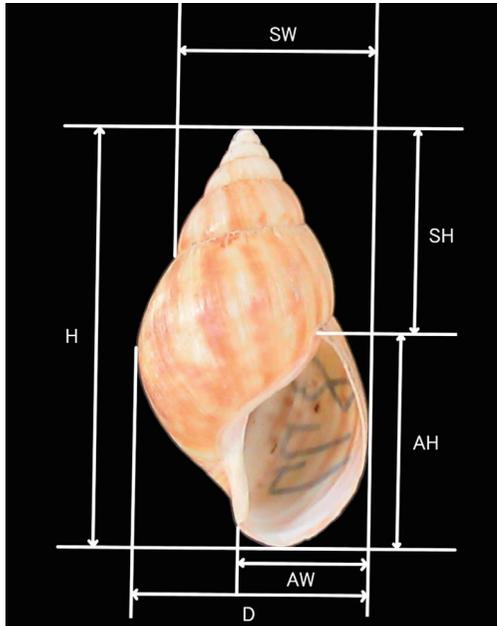


Fig. 2. Kameda 式による計測部位.

式の3つの方法を用いた。

**Kameda 式の計測方法** 亀田ほか (2007) がシラユキヤマタカマイマイ *Satuma (Luchuhadra) Largillierti* Pfeiffer, 1849 などの *Luchuhadra* 属の各種を計測し、分類する際に用いた方法である。この計測方法を参考にし、計測できない部位は除外した。単位を mm で6つの形質 (H: 殻高, D: 殻径, AH: 殻口高, AW: 殻口幅, SH: 螺塔の高さ, SW: 螺塔の幅) の計測を行った (Fig. 2)。また、これらの6つの形質に加え、3つの比率 (H/D, AH/H, AW/D) を加えた。本研究では、この計測方法を Kameda 式とした。

**Urabe 式の計測方法** 浦部 (1998) は、チリメンカワニナ *Semisulcospira reiniana* Brot, 1877 などの種を計測するために用いた方法である。この計測方法を参考にし、単位を mm で7つの形質 (SW: 殻径, PWW: 第二体層幅, TWW: 第三体層幅, PWL: 第二体層長, TWL: 第三体層長, AL: 殻口長, AW: 殻口幅) の計測を行った。また、これら7つの形質に加え、3つの値 (W: 螺塔の拡張率, T: 螺塔の変化率, S: 殻口の真円度) を求めた (Fig. 3)。これら3つの値の計算式は、以下に示すとおりである。本研究では、この計測

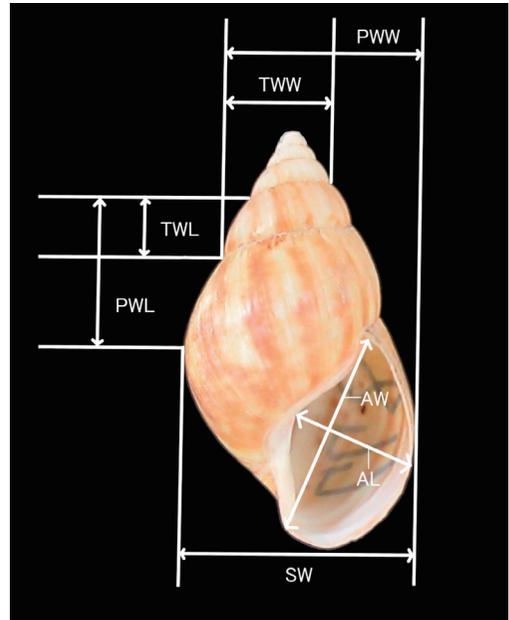


Fig. 3. Urabe 式の計測部位.

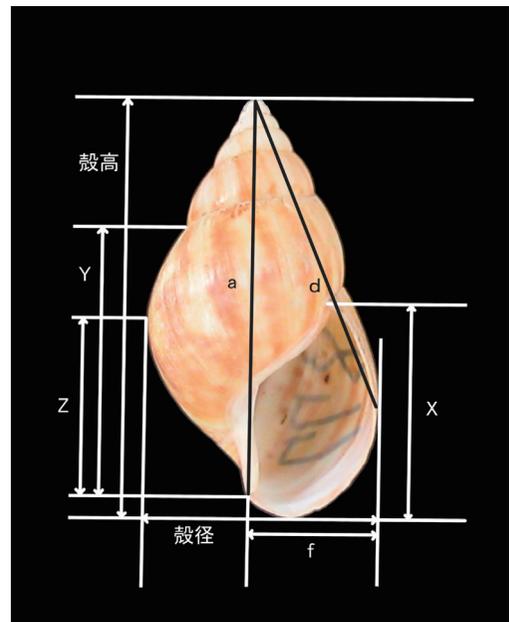


Fig. 4. Tomiyama 式の計測部位.

方法を Urabe 式とした。

$$W (\text{螺塔の拡張率}) = PWW/TWW$$

$$T (\text{螺塔の変化率}) = (1+\sqrt{W}) \cdot \sqrt{\{PWL^2 - (PWW - TWW)^2 / (1+\sqrt{W})\}^2 / (PWW - TWW)}$$

$$S (\text{殻口の真円度}) = AL/AW$$

**Tomiyama 式の計測方法** 富山 (1984) がタ

ネガシマイマイ *Satsuma tanegashimae* Pilsbry, 1901 を計測する際に用いた方法である。この計測方法を参考にし、計測できない部位は除外した。単位を mm で 8 つの形質（殻高、殻径、X 値、Y 値、Z 値、a 値、d 値、f 値）の計測を行った (Fig. 4)。またこれら 8 つの計測に加え、巻数、8 個の比率（殻高 / 殻径、f / 殻径、a / 殻高、x / 殻高、y / 殻高、y/x、巻数 / 殻高、巻数 / 殻径）を加えた。本研究ではこの計測方法を Tomiyama 式とした。

**クラスター分析** 統計処理はフリー統計ソフトウェア (R ver. 3.5.0) (<https://cran.r-project.org/mirrors.html>) を用いた。上記で説明した 3 つの計測方法それぞれで、地点ごとの個体群間の距離を各変数の平均値で取り、ユークリッド距離とマハラノビス距離でそれぞれ算出した。ユークリッド距離は、2 点間の距離の絶対値に鋭敏であり、大

きさの形質の差を反映し易い。マハラノビス距離は、相関のある形質間では相対的に距離の絶対値が低く評価され、形態差が反映されやすい距離である (Tomiyama, 2017)。各個体群のグループ分けを行うために、算出した数値をもとにクラスター分析の多変量解析を行った。本研究では富山 (1984) が用いた群平均法を用いて、クラスター分析を行い、その結果、3 つの計測法 × 2 種類の距離で導き出されるデンドログラムを 6 通り算出した。

## 結果

### 計測結果

今回の計測におけるアフリカマイマイの殻高の最大値は 1987 年 10 月の夜明山で採集されたものであり、95.89 mm となった。最小値は、1989

Table 2. Kameda 式測定結果.

Kameda 式	H	SH	AH	D	SW	AW	H/D	AH/H	AW/D
1987.10 父島 宮之浜道	64.03	29.90	33.49	36.57	30.97	20.36	1.750916	0.523046	0.556833
1987.10 父島 三日月山南	57.90	27.31	30.32	33.81	28.67	19.00	1.712623	0.523588	0.561932
1987.10 父島 夜明山	78.68	37.54	40.80	44.07	37.58	25.10	1.785589	0.518568	0.569500
1988.3.9 父島 三日月山南	57.90	26.75	31.07	34.02	28.71	18.92	1.701884	0.536644	0.556155
1988.3.10 父島 夜明山	69.99	33.26	36.34	46.36	38.93	25.27	1.509561	0.519265	0.545043
1988.3.11 父島 宿舎裏	62.70	27.44	35.23	38.66	32.14	22.05	1.621586	0.561925	0.570337
1988.3.12 父島 宮之浜道	60.77	27.40	33.43	36.33	30.55	20.26	1.672815	0.550072	0.557761
1989.4.17 父島 宿舎裏	65.16	30.18	34.94	40.06	33.35	21.68	1.626630	0.536271	0.541158
1989.4.18 父島 夜明山	70.46	34.72	35.67	40.04	33.76	21.70	1.759994	0.506259	0.541980
1989.4.19 父島 三日月山南	63.81	31.20	32.65	36.93	30.88	20.17	1.728128	0.511620	0.546276
1987 年平均	66.87	31.59	34.87	38.15	32.41	21.49	1.749709	0.521734	0.562755
1988 年平均	62.84	28.71	34.02	38.84	32.58	21.63	1.626461	0.541976	0.557324
1989 年平均	66.48	32.03	34.42	39.01	32.67	21.18	1.704918	0.518050	0.543138
全体平均	65.14	30.57	34.39	38.68	32.55	21.45	1.686973	0.528726	0.554697

Table 3. Urabe 式測定結果.

Urabe 式	SW	PWW	TWL	PWL	TWW	AL	AW	W	T	S
1987.10 父島 宮之浜道	36.57	30.97	6.95	19.86	18.86	19.61	32.73	1.641761	62.220478	0.599197
1987.10 父島 三日月山南	33.81	28.67	6.05	18.90	18.12	18.21	30.37	1.581671	65.965105	0.599746
1987.10 父島 夜明山	44.07	37.58	8.35	25.89	23.63	23.33	41.10	1.590271	94.685044	0.567669
1988.3.9 父島 三日月山南	34.02	28.71	5.98	18.35	17.34	18.06	30.60	1.655851	56.331176	0.590102
1988.3.10 父島 夜明山	46.36	38.93	7.27	25.17	20.52	23.81	36.68	1.897332	63.371418	0.649250
1988.3.11 父島 宿舎裏	38.66	32.14	6.36	19.90	20.11	20.68	34.58	1.598612	62.477573	0.597981
1988.3.12 父島 宮之浜道	36.33	30.55	6.22	19.38	18.93	19.79	32.58	1.613695	61.788097	0.607406
1989.4.17 父島 宿舎裏	40.06	33.35	7.01	21.38	20.66	21.80	34.14	1.614041	69.119634	0.638477
1989.4.18 父島 夜明山	40.04	33.76	7.63	22.48	21.53	21.53	35.29	1.568108	80.787505	0.610227
1989.4.19 父島 三日月山南	36.93	30.88	7.11	20.00	19.47	19.87	32.03	1.586255	67.780157	0.620426
1987 年平均	38.15	32.41	7.12	21.55	20.21	20.39	34.73	1.604568	74.290209	0.588871
1988 年平均	38.84	32.58	6.46	20.70	19.22	20.59	33.61	1.691372	60.992066	0.611185
1989 年平均	39.01	32.67	7.25	21.29	20.55	21.07	33.82	1.589468	72.562432	0.623043
全体平均	38.68	32.55	6.89	21.13	19.92	20.67	34.01	1.634760	68.452619	0.608048

年4月19日に三日月山南にて採集されたもので、50.05 mmであり、全体の平均値は65.14 mmであった。各採集ポイント、年平均、全体平均の値は、計測方法ごとに以下の Tables 2-4 に示した (単位は mm)。

ユークリッド距離

**Kameda 式** 採集年によらず、採取地ごとにクラスターが形成される形となった。夜明山とその他の採集ポイントが大きく分かれる結果となり、その後採集ポイントごとに分岐している。しかし、1989年4月19日に三日月山南において採集されたサンプルが宮之浜道で採集されたサンプルと近縁という結果となった (Fig. 5)。

**Urabe 式** Kameda 式や Tomiyama 式と変わらず、夜明山とそれら以外の採集ポイントが大きく分岐する形となった。1989年4月19日に三日月山南において採集されたサンプルが宮之浜道にクラスタリングされているのは Kameda 式と同じ結果となった。しかし、Urabe 式では、1989年4月18日に夜明山にて採集されたサンプルが宿舎裏にて採集されたサンプルと極端に近い結果となった (Fig. 6)。

**Tomiyama 式** Kameda 式や Urabe 式と同じく、夜明山で採集されたサンプルと、その他のポイントで採集されたサンプルが大きく分岐する形となった。Tomiyama 式においても1989年4月19日に三日月山南において採集されたサンプルが宮之浜道や宿舎裏で採集されたサンプルと近い結果になった (Fig. 7)。

マハラノビス距離

**Kameda 式** 1989年に採集されたサンプルがクラスターを形成する形となったが、その他のサンプルは採集年や採集ポイントによらず、クラスターを形成する形となった。明瞭なクラスター分割はできなかった。従って、個体群間の殻の形態には差があまり認められない結果となった (Fig. 8)。

**Urabe 式** 採集年や採集ポイントによらず、クラスターを形成する結果となった。明瞭なクラ

Table 4. Tomiyama 式測定結果.

Tomiyama 式	殻径	X	殻径	f	Y	Z	a	d	巻数	殻高/殻径	r/殻径	a/殻高	x/殻高	y/殻高	y/x	巻数/殻高	巻数/殻径
1987.10 父島	64.03	29.90	33.49	36.57	20.36	41.33	25.85	60.82	51.31	6.5	0.556833	0.949738	0.523046	0.645488	1.234094	0.101508	0.177732
1987.10 父島	57.90	27.31	30.32	33.81	19.00	38.01	23.49	55.63	47.30	6.5	0.662696	1.835101	1.115189	1.253831	1.124322	0.214412	0.226742
1987.10 父島	78.68	37.54	40.80	44.07	25.10	51.63	32.22	75.92	63.46	6.5	0.785589	0.964897	0.518568	0.656128	1.265269	0.082611	0.147509
1988.3.9 父島	57.90	26.75	31.07	34.02	18.92	38.65	24.56	56.02	46.44	6.5	0.701884	0.967522	0.536644	0.667573	1.243978	0.112260	0.191053
1988.3.10 父島	69.99	33.26	36.34	46.36	25.27	46.60	29.53	67.26	57.02	6.5	0.509561	0.961006	0.519265	0.665816	1.282229	0.092876	0.140203
1988.3.11 父島	62.70	27.44	35.23	38.66	22.05	42.39	26.22	60.07	50.53	6.5	0.621586	0.970337	0.561925	0.676037	1.203074	0.103673	0.168115
1988.3.12 父島	60.77	27.40	33.43	36.33	20.26	40.71	25.76	58.25	48.71	6.5	0.672815	0.958613	0.550072	0.669988	1.218001	0.106965	0.178933
1989.4.17 父島	65.16	30.18	34.94	40.06	21.68	43.25	26.06	62.42	52.62	6.5	0.626630	0.957882	0.536271	0.663784	1.237777	0.099751	0.162259
1989.4.18 父島	70.46	34.72	35.67	40.04	21.70	46.12	28.90	68.09	57.31	6.5	0.759994	0.966323	0.506259	0.654533	1.292883	0.092246	0.162352
1989.4.19 父島	63.81	31.20	32.65	36.93	20.17	42.00	26.51	61.64	52.18	6.5	0.728128	0.965978	0.511620	0.658144	1.286393	0.101862	0.176030
1987 年平均	66.87	31.59	34.87	38.15	21.49	43.66	27.19	64.12	54.02	6.5	0.531337	0.96343	0.718934	0.851816	1.207895	0.132844	0.183994
1988 年平均	62.84	28.71	34.02	38.84	21.63	42.09	26.52	60.40	50.67	6.5	0.626461	0.957324	0.541976	0.669854	1.236820	0.103944	0.169576
1989 年平均	66.48	32.03	34.42	39.01	21.18	43.79	27.15	64.05	54.04	6.5	0.704918	0.963394	0.518050	0.658820	1.272351	0.097953	0.166880
全体平均	65.14	30.57	34.39	38.68	21.45	43.07	26.91	62.61	52.69	6.5	0.564774	1.048520	0.587886	0.721132	1.238802	0.110816	0.173093

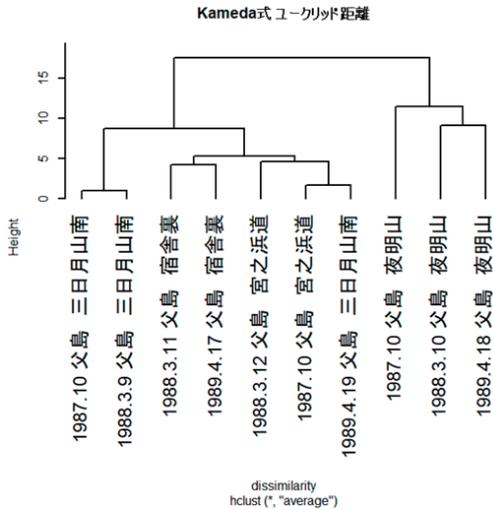


Fig. 5. Kameda 式計測法に因る数値に基づくユークリッド距離によるデンドログラム.

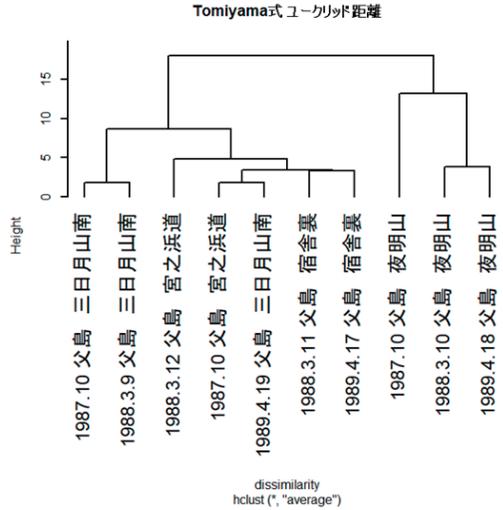


Fig. 7. Tomiyama 式計測法に因る数値に基づくユークリッド距離によるデンドログラム.

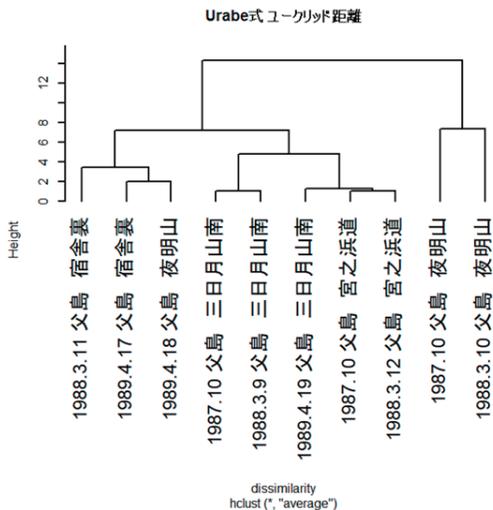


Fig. 6. Urabe 式計測法に因る数値に基づくユークリッド距離によるデンドログラム.

スター分割は認められず、各地点間の形態差が検出されない結果となっている (Fig. 9).

**Tomiyama 式** 採集年や採集ポイントでの関係を反映することなく、クラスターを形成する結果となった。明確なクラスター分割は出来ず、これは、各地点間の形態差がほとんどないことを示している (Fig. 10).

## 考 察 計測結果

Kameda 式では、殻の大まかな形や各形質を測る計測法である。亀田 (2007) は、オキナワヤマタカマイマイ属 *Luchuhadra* とニッポンマイマイ属 *Satsuma* を用いて形態解析を行っている。今回は同種のアフリカマイマイを地点や採集年ごとに比較したが、Urabe 式や Tomiyama 式でも同じような結果が得られたことから、正確に殻形態の比較が行えたと考えられる。その要因としては、アフリカマイマイが他の陸産貝類と比較しても殻が大きい個体が多いためであると考えられる。

Urabe 式は、チリメンカワニナを計測するために用いられた方法である。この計測法は、カワニナが殻高を測定できないため、巻貝の体層などを重視している。今回のアフリカマイマイはサンプルでも採集ポイントごとに同一種の分類を行うことが出来ている。浦部 (1998) は、殻の形態は遺伝的要因よりも環境的要因によって殻の形態が変動することを示唆しているため、今回の場合は環境的要因により殻形態が反映されたと考えられる。

Tomiyama 式では、Kameda 式や Urabe 式で計測した形質に加え、巻数などをさらに加えたものである。殻の大まかな形だけでなく、色帯など様々

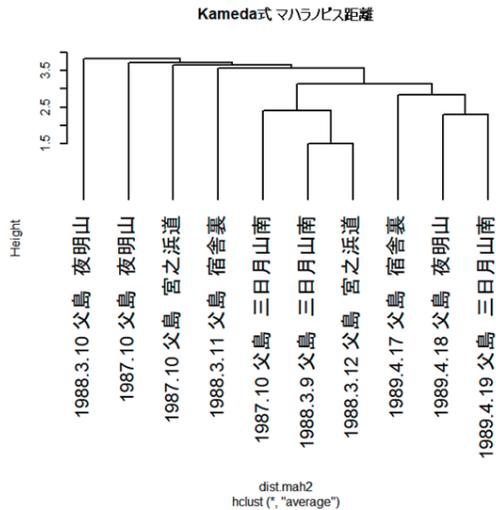


Fig. 8. Kameda 式計測法に因る数値に基づくマハラノビス距離によるデンドログラム.

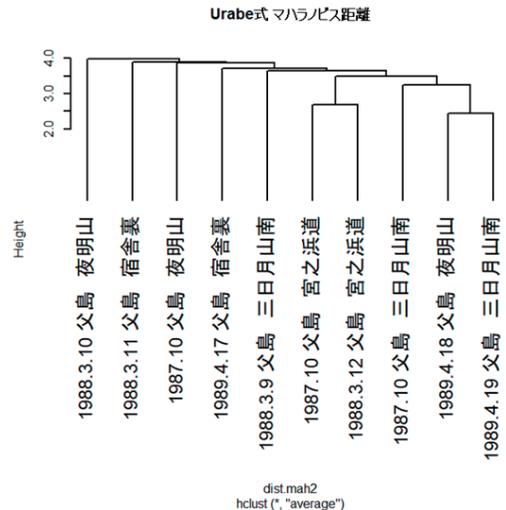


Fig. 9. Urabe 式計測法に因る数値に基づくマハラノビス距離によるデンドログラム.

な形質を考慮した計測方法になっている。そのために、採集ポイントや採集年が関係のある結果が出されている。

アフリカマイマイの殻形態の比較に関して、これらの3つの測り方を用いた。それらを用いて行ったクラスター分析でも、いずれの計測方法でも採取ポイントごとにクラスターを形成している。このことからアフリカマイマイ同士の殻形態の比較は Kameda 式, Urabe 式, Tomiyama 式のいずれを用いても判別が可能である。しかし、より正確な判別をするには、すべての計測法を行い、比較することが望ましい。

### クラスター分析の比較

ユークリッド距離でクラスター分析を行った結果は、Kameda 式, Urabe 式, Tomiyama 式のいずれの場合も採集ポイントごとにクラスターを形成した。それに対し、マハラノビス距離によりクラスター分析を行った結果は、分岐地点が非常に近く、Kameda 式, Urabe 式, Tomiyama 式のいずれの場合も各地点間の差が検出されない結果となっている。これらの差はユークリッド距離が殻の大きさを強く反映するのに対し、マハラノビス距離は相関のある形質間の距離を圧縮した結果、形態差を強く反映する距離であることに起因して

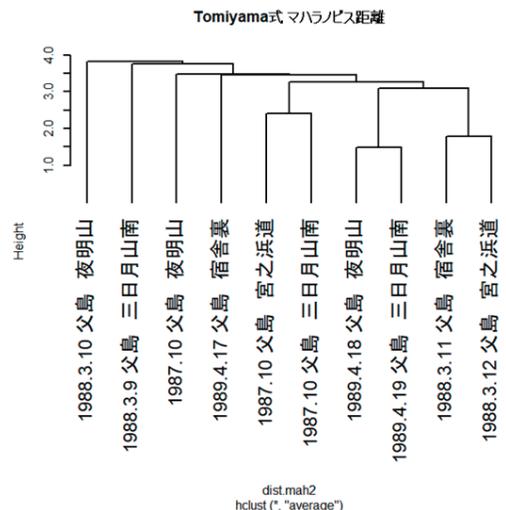


Fig. 10. Tomiyama 式計測法に因る数値に基づくマハラノビス距離によるデンドログラム

いる。つまり、殻の大きさだけでなく形状等も含めて反映しているからである。また、マハラノビス距離ではクラスターによる分割が不明瞭であることから、個体群間変異は非常に小さく、父島内部での個体群間の遺伝的な差は非常に小さいことを示している。すなわち、父島内部での種分化は起こしていないと考えられる。

ユークリッド距離でクラスター分析を行った結果が採集ポイントごとにクラスターを形成している要因は各地で種分化が起こっているのではな

く、各個体群間の殻のサイズ差が大きいことを反映している。すなわち、殻成長の差は栄養条件などの環境差を反映することが大きく（富山, 2019）、各個体群の生息地の環境変異を強く反映したためであると思われる。また、日本に持ち込まれたアフリカマイマイが約8個体であったことを考えると、たかだか50年程度の期間で、個体群間に遺伝的分化が生じ、個体群間の遺伝的差異により殻形状が変化しているものとは考えにくい。ユークリッド距離によるデンドログラムで、夜明山とその他のポイントが別クラスターに分けられる点も三日月山南、宮之浜道、および、宿舎裏の各個体群は比較的近くに位置していることに對し、夜明山のみが離れた場所に位置している結果を反映したのだと考えられる。陸生貝類全般に言えることではあるが、本種は移動性に乏しい。その結果として、地理的な環境の違いが強く反映したのだと考えられる。

これらのKameda式、Urabe式、Tomiya式3つの計測法とユークリッド距離、マハラノビス距離2つの分析法から、1932年に日本にアフリカマイマイが持ち込まれてから1989年まで、父島においては、島内個体群ごとの栄養状況などにおける変化は殻に反映しているが、種分化までは至っていないと考えられる。また、今後の課題としてより最近のサンプルを比較することやDNA分析を用いた比較や、環境要因の調査などの手法を行うことによって、よりアフリカマイマイの殻形態での比較を正確なものにする必要がある。

## 謝辞

本研究を行うにあたり、適切なご指導、ご助言をいただいた鹿児島大学理学部地球環境科学科多様性生物学講座生態学研究室の皆様にご心からお礼申し上げます。また、計測方法を御教示いただいた村永蓮氏、助言や励ましを頂いた鹿児島大学理学研究科富山研究室の皆様にご深く感謝申し上げます。本稿の作成に関しては、用皆依里様（鹿児島大学URAセンター）、および、本村浩之先生（鹿児島大学総合研究博物館）には投稿でお世話になりました。本稿の作成に関しては、日本学術振興

会科学研究費助成金の、平成26–令和2年度基盤研究（A）一般「亜熱帯島嶼生態系における水陸境界域の生物多様性の研究」26241027–0001、平成27–29年度基盤研究（C）一般「島嶼における外来種陸産貝類の固有生態系に与える影響」15K00624、令和3–4年度基盤研究（C）一般「都市生態系における外来種および適応在来種の都市進化生態学的分析」21K12327–0001、平成27–令和3年度特別経費（プロジェクト分）一地域貢献機能の充実—「薩南諸島の生物多様性とその保全に関する教育研究拠点整備」、および2021年度鹿児島大学学長裁量経費、以上の研究助成金の一部を使用させて頂きました。以上、御礼申し上げます。

## 引用文献

- 東 正雄, 1995. 原色日本陸産貝類図鑑 増補改訂版. 保育社, 東京.
- 福島聡馬, 2017. 鹿児島県本土におけるカワニナ (*Semisulcospira libertine*) の殻形態比較. 鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻修士論文.
- 鮎田理人・今村隼人・坂井礼子・竹平志穂・中山弘章・富山清升, 2015. 鹿児島市街地域における陸産貝類の分布. *Nature of Kagoshima*, 41: 239–250.
- Hepburn, R., Neumann, P. and Radloff, S. E., 2004. Genetic variation in natural honeybee populations, *Apis mellifera capensis*. *Naturwissenschaften*, 91: 447–450.
- 市川志野・中島貴幸・片野田祐亮・富山清升, 2014. トカラ列島の陸産貝類相の生物地理学的研究. *日本生物地理学会会報*, 69: 23–36.
- 市川志野・中島貴幸・片野田祐亮・富山清升・山本温彦・鈴木英治, 2009. カラ列島における陸産貝類相の構成とその要因. *日本生態学会講演要旨集*.
- 市川志野・中島貴幸・片野田祐亮・富山清升・山本温彦・鈴木英治, 2017. トカラ列島口之島の陸産貝類相の構成と環境との関係. *日本生物地理学会会報*, 71: 81–96.
- 今村隼人・中山弘幸・市川志野・内田里那・松元綾子・氏家由利香・浅見崇比呂・富山清升, 2016. mtDNAのCOI領域の遺伝的変異の分析に基づくウスカワマイマイの島嶼個体群間の変異と国内外来種として見た本種の特徴. 三学会（日本植物学会・日本動物学会・日本生態学会）合同九州地区大会講演要旨集.
- 今村隼人・坂井礼子・竹平志穂・中山弘章・鮎田理人・富山清升, 2015. 鹿児島県北薩地方における陸産貝類の分布. *Nature of Kagoshima*, 41: 223–238.
- Kameda, Y., Kawakita, A. and Kato, M., 2007. Cryptic genetic divergence and associated morphological differentiation in the arboreal land snail *Satsuma (Luchuhadra) largillierti* (Camaenidae) endemic to the Ryukyu Archipelago, Japan. *Molecular phylogenetic and Evolution*, 45: 519–533.
- 神蘭耕輔, 2017. 殻形態比較に基づく鹿児島県本土に生息するギョリキギセルの種内変異. 鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻修士論文.

- 中島貴幸, 2009. 薩南諸島におけるチャイロマイマイ *Phaeohelix submandarina* (Bradybaenidae) の種内変異の研究. 鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻修士論文.
- 中山弘幸・富山清升, 2016. 殻形態形質に基づくタネガシママイマイ *Satsuma tanegashimae* の種内変異の研究. 日本生物地理学会会報, 70: 65–72.
- 大窪和理・富山清升・内田里那・小長井利彦・中島貴幸・市川志野, 2017. 鹿児島県大隅諸島におけるヤマタニシ (*Cyclophorus herklotsi* Martens, 1860) (原始紐舌目; ヤマタニシ科) の殻形態に基づく個体群間変異の分析. 日本生物地理学会会報, 72: 35–43.
- 富山清升, 1983. トカラ列島・口永良部島の陸産貝類相. 南紀生物, 25: 83–90.
- 富山清升, 1984. タネガシママイマイ *Satsuma tanegashimae* (Pilsbly) の種内変異の研究—I. 殻形質に基づく個体群間変異の統計学的分析と生物地理学的考察. *Venus*, 43: 211–227.
- Tomiyama, K., 2017. Genetic variations of esterase isozymes in land snail, *Satsuma tanegashimae* (Pilsbry, 1901) (Gastropoda; Camenidae). *Biogeography*, 19: 112–122.
- 富山清升, 2019. 国外外来種としてのアフリカマイマイ. 北斗書房, 東京.
- Urabe, M., 1998. Contribution of genetic and environmental factors to shell shape variation in the lotic snail *Semisulcospira reiniana* (Prosobranchia: Pleuroceridae). *Journal of Molluscan Studies*, 64: 329–343.
- 行田義三, 2007. 貝の図鑑 採集と標本の作り方. 南方新社, 鹿児島.