

硫黄列島の陸産貝類

Diversity in Land Snail Communities on the Iwo Islands

和田慎一郎¹⁾ 千葉 聡²⁾

Shinichiro WADA¹⁾ & Satoshi CHIBA²⁾

Abstract. The terrestrial molluscs of the oceanic islands have attracted attention as excellent model systems for evolutionary studies due to their endemism and high species diversity (Murray et al., 1993; Parent & Crespi, 2009; Chiba & Cowie, 2016). The Ogasawara Islands are typical of such oceanic islands. A number of endemic species have evolved in the Ogasawara Archipelago, which composed of Chichijima, Hahajima and Mukojima groups (Chiba & Cowie, 2016; Wada et al., 2013). On the other hand, the relatively new volcanic Iwo Islands do not show the remarkable diversification seen in the Ogasawara Archipelago. However, in the Iwo Islands, taxa in common with other regions that are not found in the Ogasawara Archipelago show morphological differentiation that seems to be an early stage of diversification, indicating that the islands have a unique land snail fauna. In this paper, we summarize the characteristics and current status of the land snail fauna of the Iwo Islands based on the findings of the South Iwo Island surveys in 2007 and 2017, and the North Iwo Island surveys in 2008 and 2019.

Key words: 小笠原諸島、火山列島、種分化、進化、適応
Ogasawara, Kazan Islands, speciation, evolution, adaptation

1. はじめに

海洋島の陸産貝類は、その固有性や多様性の高さから進化研究の優れたモデル系とされ注目されてきた (Murray et al., 1993; Parent & Crespi, 2009; Chiba & Cowie, 2016)。

小笠原諸島はそのような海洋島の典型であり、特に賀島列島から母島列島からなる小笠原群島では多様な分類群が独自の進化を遂げてきたことが知られている (Chiba & Cowie, 2016; Wada et al., 2013)。

一方、比較的歴史の新しい硫黄列島では小笠原群島の例にあるような顕著な多様化はみられないものの、小笠原群島では見られない他地域と共通する分類群が多様化の初期段階と思われる形態の分化を示すなど、特有の陸貝相を有することが分かってきた。本稿では、2007 年および 2017 年の南硫黄島調査、2008 年および 2019 年の北硫黄島調査によって得られた知見をもとに、硫黄列島の

陸貝相の特色と現状についてまとめる。

2. 北硫黄島の陸産貝類

かつて有人島であった北硫黄島は原生の自然環境ではなく、戦前の調査では陸産貝類はわずか 3 種しか記録されていなかった (黒田, 1930; 波部, 1969)。ところが 2008 年に行われた調査では、イオウジマノミガイ属未記載種などを含む 10 種の在来陸貝が見出され (千葉・和田, 2008)、2019 年の調査においても初記録種を含む 11 種が確認された。一方、2008 年から 2019 年の間に分類が見直され同定の誤りが判明した種もあり、これまでに北硫黄島で記録された種の総数は 5 科 11 属 13 種となる (表 1)。トウガタノミガイ属の 1 種とした種は 2008 年の調査でナカダノミガイと記録したのに対応している。また、高標高地の優占種であるコシタカハハジマヒメベッコウとして記録されていた種は、その後の研究により、母島の雲霧帯に生息するオガサワラベッコウと同種であることが判明した。そのため、現時点で北硫黄島固有と考えられる種はイオウジマノミガイ属未記載種のみとなるが、本種については近隣島嶼に近縁な種が見当たらず、その由来などは依然不明である。

環境省母島事務所
〒100-2211 東京都小笠原村母島静沢
Shizukazawa, Hahajima, Ogasawara, Tokyo, 100-2211 Japan
和田慎一郎 : SHINICHIRO_WADA@env.go.jp

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
41 Kawauchi, Miyagi, 980-8576
千葉 聡 : schiba@tohoku.ac.jp

表1. 北硫黄島で記録された陸産貝類リスト.

種名	生活型	島内の産地 (地点 No.)	島外の分布
Achatonellidae ハワイマイマイ科			
<i>Lamellidea</i> sp. トウガタノミガイ属の1種	樹上性	2, 3, 4	小笠原群島
<i>Pacificella hataiana</i> ハタイノミガイ	樹上性	1, 2, 3	南硫黄島
<i>Tornatellides tryoni</i> トライオンノミガイ	地上・樹上	14を除く全地点	小笠原諸島広域
<i>Elasmias kitaivojimanum</i> イオウジマノミガイ	樹上性	9	父島、母島、八丈島、南大東島
<i>Elasmias</i> sp. イオウジマノミガイ属の1種	樹上性	9	記録なし
Euconulidae シタラ科			
<i>Lamprocystis hahajimana</i> ハハジマヒメベッコウ	地上性	15, 16	小笠原諸島広域
<i>Lamprocystis kitaivojimana</i> コシタカハハジマヒメベッコウ	樹上性	9, 11, 12, 13, 14, 15, 16	記録なし
<i>Liardetia boninensis</i> ボニンキビガイ	樹上性	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 15	小笠原諸島広域、大東諸島?
Spiraxidae ネジレガイ科			
<i>Indoemnea bicolor</i> ソメワケダワラ	地上性	3, 4, 5, 16	インド原産 九州、沖縄など
Subulinidae オカクチキレガイ科			
<i>Allopeas pyrgula</i> ? ホソオカチョウジガイ?	地上性	3, 4	本州、九州など
Ferrussaciidae トガリオカクチキレ科			
<i>Geostilbia caledonica</i> ? 和名なし	地上性	3, 4	小笠原諸島、東南アジアなど

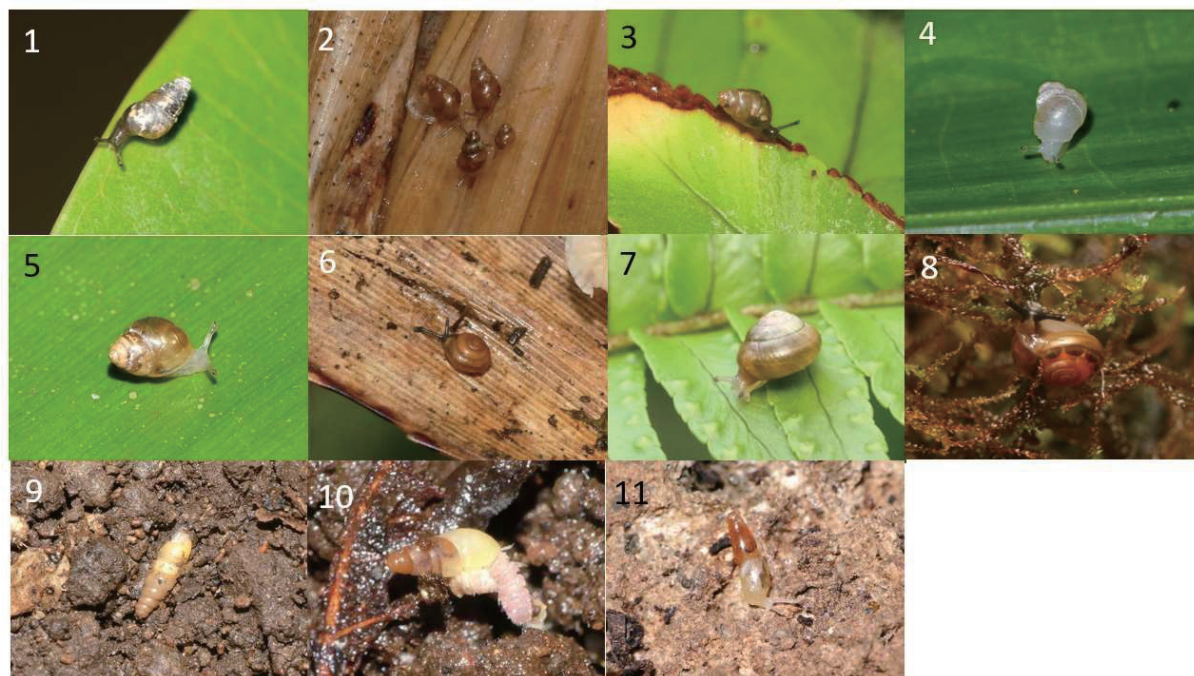


図1. 調査により確認された種.

1. トウガタノミガイ属の1種、2. ハタイノミガイ、3. トライオンノミガイ、4. イオウジマノミガイ、5. イオウジマノミガイ属の1種、6. ボニンキビ、7. コシタカハハジマヒメベッコウ、8. ハハジマヒメベッコウ、9. ソメワケダワラ、10. ホソオカチョウジガイ、11. トガリオカクチキレ科の1種.

・島内での分布と生息状況

北硫黄島では海岸部から山頂にかけて広く陸産貝類の生息が確認できるが、一部の種を除いてその分布は一定の標高、ないし特定の場所に限られる。

海岸部では主にトライオンノミガイ、ハタイノミガイ、トウガタノミガイ属の1種がみられ、ハタイノミガイは海岸林内のヤエヤマオオタニワタリやバナナ葉上で高密度に生息するほか、沢沿いの岸壁に着生するシダ類からも少数確認できた。トウガタノミガイ属の1種は石野村跡地や南部の海岸林のガジュマルの幹や枝に数多く付着していた。

海岸林を抜けると陸産貝類の多様性は著しく低下し、標高450 m付近まではトライオンノミガイがほぼ独占した。稀

にボニンキビガイが見つかる他は、雲霧帯に差し掛かった辺りでイオウジマノミガイが少数検出されたのみであった。

標高450 m付近のピロウ林ではイオウジマノミガイ属の1種がごく局所的に生息する。生息地の中心となっているゲツトウ群落は10 m × 20 m程度の狭所だが、生息密度は高い。イオウジマノミガイやトライオンノミガイも同所的に生息していたほか、ボニンキビガイやオガサワラベッコウも少数確認された。

450 m以上の高標高地はガクアジサイやシダ類を擁する低木の雲霧林となり、一帯で樹上種のオガサワラベッコウが優占した。トライオンノミガイもしばしば確認されたが、低～中標高ほどの密度は認められない。2008年調査時には

榊ヶ峰の登り口で地上性のハハジマヒメベッコウが高密度で生息していたが、2019 年調査時では同じ場所を訪れる機会はなく、三万坪と称される平坦地内の樹上に着生したコケ類の隙間から同種が少数確認された。

・北硫黄島の陸産貝類の特色

北硫黄島で確認されている在来種は、そのほとんどが樹上性種となっている。地上性のホソオカチョウジガイやトガリオカクチキレ科の 1 種は、いずれも父島や母島の農耕地や集落跡などで見られ、北硫黄島でも海岸部の集落跡および農地等として利用があった箇所でのみ確認されたことから、かつて有人島であった頃に何らかの物資や苗などに紛れて持ち込まれた移入種と考えられる。

北硫黄島は南硫黄島と比べて海岸林が発達しており、南硫黄島で記録のあるスナガイ類などの海岸性の地上性種が生息するのに適した環境が多い。しかしそういった種については死殻すら確認できていない。地上性種は開拓など人為的な影響を受けやすく、海岸部から高標高地まで地上性の在来種が極端に少ないことは、北硫黄島における人為的な改変の大きさを物語っていると考えられる。

南硫黄島では標高により種多様性が変化しベル型のパターンを示したが、北硫黄島においては、在来種だけでみると標高に関係なくほぼ一定となり、この単調な陸貝相も過去の人為的な改変によるものと推察される。一方、ごく局所的に見つかる在来陸貝が散見されることから、かつての北硫黄島は、南硫黄島に劣らず多種多様な陸産貝類が生息していたことだろう。

3. 南硫黄島の陸産貝類

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; 千葉ほか, 2012）。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）。

2017 年の調査により再検討された結果、南硫黄島には 14 種の陸貝が生息することがわかっている。今のところ南硫黄島の固有種と考えられるのは 3 種であり（固有率 21.4 %）、確実に外来種と考えられる種は、南硫黄島からは見つからない。

標高 500 m 付近から頂上は、種の多様性も高いうえに、個体数も非常に多く、非常に良好な生息環境が保たれている。その種構成が最も近いのは北硫黄島であるが、南硫黄島には、500 m 以上の高標高のところに、日本本土や伊豆諸島に近縁な種が分布している点が特徴である。

・島内での分布と生息状況

南硫黄島に生息する 14 種の陸貝（図 2, 表 2）のうち、高標高地には独自性の高い群集が生息している。コダマキバサナギガイやナタネガイの 1 種が、木性シダの葉上やススキ上に群生している。これらは他の火山列島の島や、小笠原群島にも生息しないものである。

頂上付近はいずれの地点でも、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。頂上周辺で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。定量調査の結果は必ずしも高い種多様性を示すわけではないものの、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ズ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。

一方、海岸から中腹にかけてはトライオンノミガイやボニンズナガイといった、小笠原群島や硫黄列島の他の島との共通種がよく見られる。標高 200 m 以下の地点では、ボニンズ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。

標高 500 m 付近を中心とする中標高地点には、1 地点あたり最も多くの種の生息が認められた。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。

2017 年の調査では、新たにイオウジマノミガイが発見された。オオタニワタリの葉上によく見られ、局所的ではあるが、個体数は少なくない。イオウジマノミガイは北硫黄島や父島、母島にも分布している種であり、ハハジマヒメベッコウやトライオンノミガイなどと共通の分布パターンを示している。これらの種は標高 500 m 付近を中心に生息しており、中標高に分布の中心があるようである。

ハハジマヒメベッコウは、小笠原群島や北硫黄島では地上性だが、南硫黄島では地面だけでなく、オオタニワタリの葉上や、タコノキの樹上でも見つかる。またエリマキガイも、南硫黄島では場所によってオオタニワタリの葉上で見いだされる。

最も高密度で広い範囲に生息するのは、ハワイマイマイ科のオガサワラノミガイ、ハタイノミガイ、トライオンノミガイなどのノミガイ類である。現在のところ 6 種が生息と考えられている。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。

・種構成の生物地理的特徴

南硫黄島の陸貝群集の種構成は、他の島々に比して北硫黄島に最も近いが、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ガイ科、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。

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

表2. 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。

種名	生活型	島内の産地（地点 No.）	島外の分布
Achatonellidae ハワイマイマイ科			
<i>Lamellidea</i> sp. トウガタノミガイ属の1種	樹上性	2, 3, 4	小笠原群島
<i>Pacificella hataiana</i> ハタイノミガイ	樹上性	1, 2, 3	南硫黄島
<i>Tornatellides tryoni</i> トライオンノミガイ	地上・樹上	14を除く全地点	小笠原諸島広域
<i>Elasmias kitaivojimanum</i> イオウジマノミガイ	樹上性	9	父島、母島、八丈島、南大東島
<i>Elasmias</i> sp. イオウジマノミガイ属の1種	樹上性	9	記録なし
Euconulidae シタラ科			
<i>Lamprocystis hahajimana</i> ハハジマヒメベッコウ	地上性	15, 16	小笠原諸島広域
<i>Lamprocystis kitaivojimana</i> コシタカハハジマヒメベッコウ	樹上性	9, 11, 12, 13, 14, 15, 16	記録なし
<i>Liardetia boninensis</i> ボニンキビガイ	樹上性	1, 2, 3, 4, 6, 7, 8, 9, 15	小笠原諸島広域、大東諸島？
Spiraxidae ネジレガイ科			
<i>Indoeneea bicolor</i> ソメワケダワラ	地上性	3, 4, 5, 16	インド原産 九州、沖縄など
Subulinidae オカクチキレガイ科			
<i>Allopeas pyrgula</i> ? ホソオカチョウジガイ？	地上性	3, 4	本州、九州など
Ferrussaciidae トガリオカクチキレ科			
<i>Geostilbia caledonica</i> ? 和名なし	地上性	3, 4	小笠原諸島、東南アジアなど

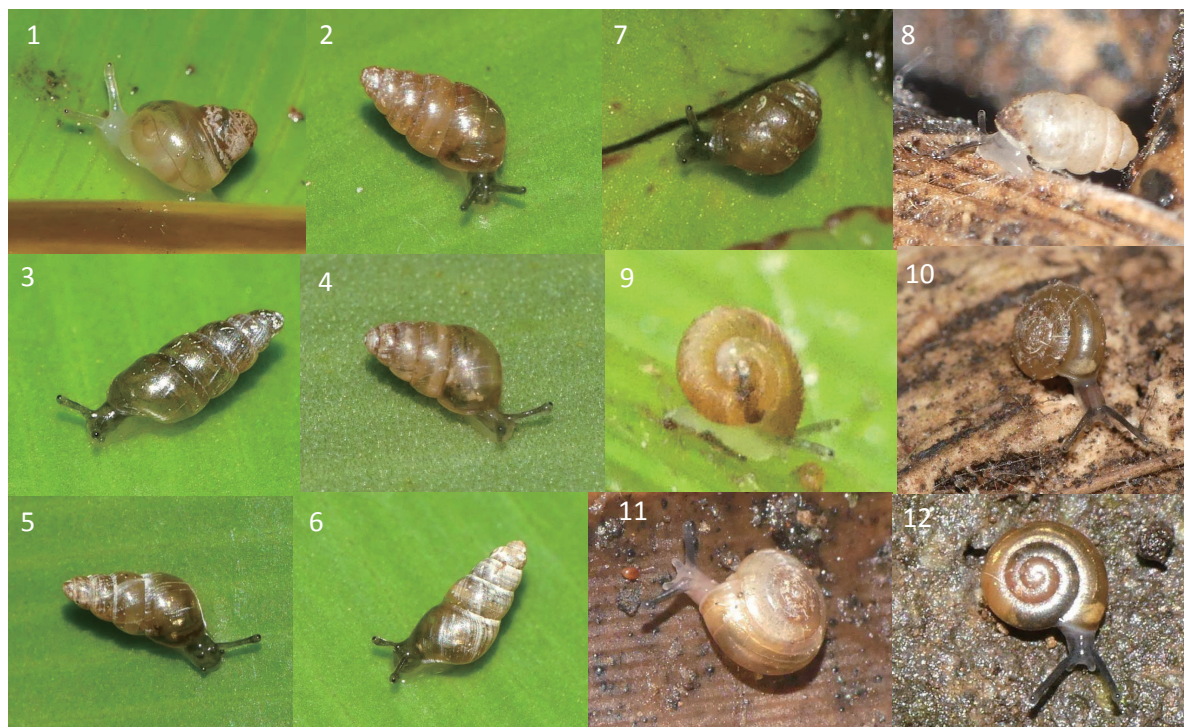


図2. 調査により捕獲された種。

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. ボニンスナガイ、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）。

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。

このような地理的起源と標高の関係は、上記の起源を別にするグループが、異なる温度、湿度への選好性をもっており、それら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。ただし小笠原群島で優占する、日本本土〜琉球列島に由来するエンザガイ類、ヤマキサゴ類、キセルモドキ類など起源の古い系統は生息しておらず、分散力の高さが重要な分布要因になっていると考えられる。

・南硫黄島の陸産貝類の特色

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 1000 m の斜面で出会い混合していることである。低標高から高標高まで異なる環境の存在によって、陸貝の種構成や多様性が大きく異なる。

標高に対する種の多様性のパターンを見ると、標高 400 m ～ 700 m の中標高の地域で最大となっている。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 460 m 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。

島内での種分化は明瞭ではないものの、コダマキバサナギガイは、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と分化が生じていると考えられる。またコダマキバサナギガイは、南硫黄島以外では、北海道にしか分布していないが、北海道の集団は、南硫黄島の集団とは遺伝的には非常に近いが、殻の形が全く別の種のように違っている。北海道では、日高、阿寒など道東の原生的な森林に分布していて、ハルニレなどの大木の表皮の下や、表皮の上に繁茂する地衣類の下に住んでいる。恐らく風や鳥に付着するなどして、北海道から南硫黄島まで運ばれ、木性シダやススキなどが優占する環境に、独自の適応を遂げたのであろう。

一方、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、地上性か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。

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。

4. 硫黄島の陸産貝類

戦場となった硫黄島では、かつては存在していたであろう森林もほとんどなくなり、陸産貝類の生息地の大部分が消失したと考えられる。そのため、残念ながら固有種は見つからない。これまでに 9 種の陸産貝類が確認されているが、その半数以上の 5 種が外来種となっている。残りの 4 種は広域分布種と考えられている種類である。

硫黄島では、わずかに残っている林内に在来種が生き残っているが、陸産貝類を捕食する外来生物も侵入している。特にニューギニアヤリガタリクウズムシは、太平洋の多くの

島で固有の陸産貝類を減少させている。小笠原群島の父島でもこのプラナリアが侵入して、貴重な固有の陸産貝類がほとんど消滅した。硫黄島の過酷な歴史を生き延びた陸産貝類は、今では外来捕食者の脅威に晒されている。

在来種のトライオンノミガイ、ボンキビガイ、ボンシナガイは小笠原諸島の全域に広く分布している。ハタイノミガイは硫黄列島の固有種で、北硫黄島と南硫黄島にも生息している。ハタイノミガイが属するリュウキュウノミガイ属は、沖縄諸島や八重山諸島、大東諸島に近縁種が分布している。しかし小笠原群島（父島や母島）ではリュウキュウノミガイ属は見つかっていない。小笠原群島と硫黄列島で共通種がいる一方、小笠原群島とは縁のないグループが沖縄にいるなど、その生物地理的な理由は不明であるが、マリアナ諸島との関係も考えられ、今後の比較研究が必要である。

謝辞

本研究を行うにあたり、東京都、東京都立大学、日本放送協会による調査の機会を得た。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、北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すべての方々に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 千葉 聡, 2007. 南硫黄島の陸産貝類相. 小笠原研究, (33): 145–154.
- 千葉 聡・和田慎一郎, 2008. 北硫黄島の陸産貝類相. 北硫黄島動物調査報告書, pp. 51–59. 東京都.
- Chiba, S., I. Okochi, T. Obayashi, D. Miura, H. Mori, K. Kimura, & S. Wada, 2009. Effect of habitat history and extinction selectivity on species richness pattern of an island snail fauna. *Journal of Biogeography*, (36): 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陸産貝類の現況とその価値について. 小笠原研究年報, (35): 1–16.
- Chiba, S., & R. H. Cowie, 2016. Evolution and extinction of land snails on oceanic Islands. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, (47): 123–141.
- Cowie, R. H., 1995. Variation in species diversity and shell shape in Hawaiian land snails: in situ speciation and ecological relationships. *Evolution*, (49): 1191–1202.
- 波部忠重, 1969. 小笠原諸島の貝類. 遺伝, (23): 19–25.
- 波部忠重, 1983. 南硫黄島の陸産貝類. 環境庁自然保護局編, 南硫黄島原生自然環境保全地域調査報告書, pp. 383–384. 財団法人日本野生生物研究センター, 東京.
- 黒田徳米, 1930. 小笠原島の陸産及び淡水産貝類. 日本生物地理学会報, (1): 195–204.
- Liew, T. S., M. Schilthuizen, & M. B. Lakim, 2010. The determinants of land snail diversity along a tropical elevational gradient: insularity, geometry and niches. *Journal of Biogeography*, (37): 1071–1078.
- Murray, J., B. Clarke, & M. S. Johnson, 1993. Adaptive radiation and community structure of *Partula* on Moorea. *Proceedings of the Royal Society London B*, (252): 205–211.
- Nekola, J. C., S. Chiba, B. F. Coles, C. A. Drost, T. Proschwitz & M. Horsák, 2018. A phylogenetic overview of the genus *Vertigo* O. F. Müller, 1773 (Gastropoda: Pulmonata: Pupillidae: Vertigininae). *Malacologia*, (62): 21–161.
- Parent, C. E. & B. J. Crespi, 2009. Ecological opportunity in adaptive radiation of Galapagos endemic land snails. *American Naturalist*, (174): 898–905.
- Tattersfield, P., M. B. Seddon, C. Ngereza, & B. Rowson, 2006. Elevational variation in diversity and composition of land-snail faunas in a Tanzanian forest. *African Journal of Ecology*, (44): 47–60.
- Wada, S, K. Kawakami & S. Chiba, 2012. Snails can survive passage through a bird's digestive system. *Journal of Biogeography*, (39): 69–73.
- Wiens, J. J. & C. H. Graham, 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, (36): 519–539.