

日本産ニシキウズガイ科腹足類キサゴ系統およびダンベイキサゴ系統の進化古生態学的研究

平成 30 年 高知大学大学院総合人間自然科学研究科 博士課程 応用自然科学専攻

中山 健太郎

はじめに

日本近海に生息する現生海産貝類の多くは、鮮新世から更新世に生息した化石種に直接の祖先をもつことが、これまでの研究によって明らかとなっている。例えば、腹足類では、Makiyama (1941) が *Siphonalia* 属の化石種と現生種との系統関係を明らかにし、Ida (1952) や Kotaka (1959, 1960) が Turritellidae の化石種と現生種との系統関係を論じた。また、Tomida and Ozawa (1996) は、山梨県に分布する下部鮮新統静川層群曙層から産出した *Turbo (Lunatica) robustus* を記載し、本種が現生種ヤコウガイ *Turbo (Lunatica) marmoratus* の直接的な祖先であることを明らかにした。さらに、小澤 (2000) は、日本の内湾の干潟に生息するウミニナ類 *Batillaria* 属の現生種および化石種の分布、分子系統解析および殻形態情報を統合し、現生種ホソウミニナ *B. cumingii*, ウミニナ *B. multiformis*, リュウキュウウミニナ *B. flectosiphonata*, イボウミニナ *B. zonalis*, およびクワノミウミニナ *B. sordida* の祖先種が、中新世から鮮新世の化石種に求められられることを示した。海外に目を向けると、Beu and Maxwell (1990) は、Struthiolariidae の *Struthiolaria (Struthiolaria)* 属 (始新世～現生), *Pelicaria* 属 (後期中新世～現生) や Buccinidae の *Austrofusus (Austrofusus)* 属 (始新世～現生), Turritellidae の *Stiracolpus* 属 (前期鮮新世～現生) の一連の進化系統について言及した。キサゴ類 *Umbonium (Suchium)* 属は、これらのうちでも最も多くの研究が積み重ねられてきた分類群の一つと言えるであろう。

キサゴ類はニシキウズガイ科サラサキサゴ亜科に属する腹足類であり、化石種および現生種ともに日本とその周辺に生息域をもち、時代とともに種分化を繰り返してきたことが知られる (小澤, 1983)。そのため、キサゴ類は多くの研究者によって、分類や進化を中心に精力的に研究が行われてきた。Makiyama (1925) 以降、鈴木 (1934a, b), 杉山 (1935a, b), そして Shuto (1956) らによって本邦におけるキサゴ類の系統進化が議論されてきたが、小澤・岡本 (1993) はそれまでの産出層準や形態解析を中心とした古生物学的アプローチに分子系統学的アプローチを統合し、化石種から現生種までキサゴ類の系統関係をより明確に整理した。このように本邦のキサゴ類は、軟体動物の中でも数多くの化石種および現生種の祖先-子孫関係が明らかにされている分類群であり、中新世から現在に至るまでの進化履歴を詳細に追うことができ、本邦における海生腹足類の進化モデルとなり得る分類群である。日本における軟体動物古生物学は、まず記載分類を中心におこなわれ、数多くの二枚貝類や腹足類に関する系統関係が議論されてきたが、キサゴ類のように、化石種と現生種との直接的な関係性が、化石記録と分子系統の双方から明示された研究は少ない (小澤・岡本, 1993)。

さらに、キサゴ類や一部の腹足類、二枚貝類のように系統関係がほぼ明らかになっている分類群についても、成長・生息環境などといった生態情報がその系統樹に併記され、系統進化における生態学的特性の変化が推定された例はほとんどない。つまり、系統関係が明確な軟体動物の種分化が

起きた前後の生息環境やそれに伴う生態学的な進化に関する情報は不明瞭なままとなっている。古生物の生態情報を復元し、その子孫である現生種（子孫種）の生態と比較することは、現在の生物多様性が成立するまでの変遷を明らかにする上でも極めて重要である。

以上を踏まえ、本研究では約 17 Ma の中新世から現在までほぼ連続的に系統関係を追跡できる *Umbonium* (*Suchium*) 属について、日本産 *Suchium* 亜属の主要 2 系統、すなわち現生種キサゴ *U. (S.) costatum* に至るキサゴ系統、および現生種ダンベイキサゴ *U. (S.) giganteum* に至るダンベイキサゴ系統それぞれについて、成長特性と生息場所（緯度分布・鉛直分布）に着目し、祖先種（化石種）から子孫種（現生種）への進化に伴う生態学的特性の変化を解明することを目的とした。

研究手法

本邦産 *Umbonium* (*Suchium*) 属の主要 2 系統の進化に伴う成長、生息場所および分布（水平分布・鉛直分布）の変化を明らかにするために、本研究では以下の手法を用いた。

(1) 酸素同位体比分析

酸素同位体比分析は、二枚貝類と腹足類を中心とする貝類において、しばしば現生・化石貝類の成長解析に用いられる（例えば棚部，1988；中島，2007 など）。この手法を用いることにより、硬組織をもつ現生・化石生物の様々な成長履歴や生態を直接的に解明することが可能となる。本研究では、本邦産現生種キサゴ *U. (S.) costatum*、ダンベイキサゴ *U. (S.) giganteum*、化石種 *U. (S.) obsoletum* および *U. (S.) suchiense subsuchiense* について、各種の殻表面に見られる成長障害輪に着目し、試料を微細成長線に沿って外側に 5–6 mm にわたって採取した後（図 19）、高知大学海洋コア総合研究センターの安定同位体比質量分計 MAT-253（Thermo Fisher Scientific 社）を用いて上記の種の殻に記録される酸素同位体比プロファイルを測定した。

(2) 成長解析

生物の絶対成長を解析するためには、その生物が生存していた時間（年齢軸）を明らかにすることが必要であり、現生生物では飼育実験や標識個体の追跡を観察することによって時間軸を知り得るが、化石生物では現生生物のような観察が行えないため、化石生物から直接的に時間軸を知るのは困難である（佐藤，2010）。しかし近年では、特に軟体動物分野において、硬組織の酸素同位体比分析から得られた $\delta^{18}\text{O}$ の季節的変動周期から時間軸を推定し、現生・化石生物の絶対成長を明らかにする研究が盛んに行われている（例えば棚部，1988；中島，2007 など）。

本研究では、小池（1982）と同様の手法、すなわち、成長曲線モデルを用いず、Walford の定差図から明らかとなる初期成長値（ $x=0$ ； y 切片）、成長勾配（回帰直線の傾き）、そして推定最大到達殻径（回帰直線と $y=x$ の交点の x 座標）を比較項目とする手法を用いた。Walford の定差図を作成するにあたり、データの処理方法は田中・田中（1980）に従った。なお、今回は現生種および化石種の放精・放卵（受精）時期の推定は試みていないため、孵化から最初の年輪形成までの成長量はデータから除外した。

(3) 生息場所の復元

日本沿岸域に生息する現生貝類，特に現生二枚貝類や腹足類は，生息水深が明らかになっていることから，地層から産する現生貝類をもって，水深や生息環境を推定することが可能である．本研究では本邦産 *Umbonium* (*Suchium*) 亜属の生息水深および生息場所を *Umbonium* (*Suchium*) 亜属と共産する二枚貝類から推定した．産出した二枚貝類を松島（1984）の認定した貝類群集の構成種と照合し，暫定的な生息場所（湾外ないし内湾）を推定すると共に生息水深は黒田ほか（1971），肥後・後藤（1993），および奥谷ほか（2000）の水深情報を用い，*Umbonium* (*Suchium*) 亜属の生息水深を推定した．なお，それぞれが推定した生息水深が重複する場合は，重複区間をその種の生息水深とした．暫定的な生息場所および水深を推定した後，齊藤（1989）および大山（1952）の堆積環境区分および深度区分に従って，生息環境を決定した．

(4) 緯度分布の検討

Umbonium (*Suchium*) 属の緯度分布を時間的に連続して追跡することは，本邦産 *Umbonium* (*Suchium*) 属の進化パタンの背景や現生種 *Umbonium* (*Suchium*) 属の成立を明らかにする上で，極めて重要である．そこで本研究では，現生種 *Umbonium* (*Suchium*) 属の緯度分布を明らかにするため，黒田ほか（1971），奥谷ほか（2000）および全国各地の博物館の収蔵標本の採集地点情報を参考に日本列島およびその周辺域における分布をまとめた．なお，また，化石種 *Umbonium* (*Suchium*) 属については産出記載，図版の確認および各博物館に収蔵されている標本を直接確認し，その種の産出記録を再検討した．

(5) 化石記録の検討

化石として産出する新生代の貝類は，近年，現在の日本沿岸域に生息する貝類の起源となる種が数多く存在することが明らかになりつつある．化石記録を連続的に追跡することは，種の出現や祖先種と子孫種の入れ替わりのタイミングを明らかにすることができることから，貝類の進化を議論する上で必要不可欠な項目である．特にキサゴ類においては，小澤・岡本（1993）が示した系統関係を再検討するという点からも重要な項目である．よって本研究では，*Umbonium* (*Suchium*) 属が産出する地層を再検討し，新しい層序年代に照らし合わせ，本邦産 *Umbonium* (*Suchium*) 属の化石記録の再検討をおこなった．

本邦産キサゴ類 *Umbonium* (*Suchium*) 属の化石記録および系統関係

祖先-子孫（化石種-現生種）の系統関係が明らかになっている貝類について，最も古い年代の産出記録がその種の出現した年代の最小値とし，化石種および現生種の最古記録を連続的に追跡することにより，化石種から現生種へ至る進化のタイミングを推定することができる．本研究において，キサゴ類の化石記録をまとめた結果，小澤・岡本（1993）が示した日本産キサゴ類の系統関係は，一部の種については生息期間の修正等が必要ではあるが，概ね正しいことが判明した．また，日本国外の化石記録の調査から *Umbonium* (*Suchium*) 属は日本列島で進化してきたと考えられる．

Umbonium (Suchium) obsoletum から現生種キサゴ *Umbonium (Suchium) costatum* への進化に伴う生態変化

U. (S.) costatum, *U. (S.) obsoletum* の酸素同位体比プロファイル

U. (S.) costatum の殻に認められる成長障害輪と酸素同位体比プロファイル変動の関係をみたところ、成長障害輪と夏季の高水温のピークが一致していることがわかった。殻に記録された酸素同位体比プロファイルは季節性の海水温変動とみなすと、*U. (S.) costatum* の殻表面に見られる成長障害輪は夏季に一本形成される年輪であると結論できる。年輪部分で微細成長線の間隔が密になっており殻成長の停滞が推定できることに加え、酸素同位体比プロファイルが高水温を記録している部分で上に鋭角な凸の形状を呈していることから（中島，2007），高知県産の *U. (S.) costatum* は夏季に成長が停滞し，夏季を除く季節で活発な殻成長が行われたことが推定できる。

次に *U. (S.) obsoletum* の殻表面にみられる成長障害輪と酸素同位体比プロファイル変動の関係をみると、*U. (S.) costatum* と同様、殻表面にみられる成長障害輪が夏季の高水温のピークと一致する。つまり、*U. (S.) obsoletum* の殻表面の成長障害輪は夏季に一本形成される年輪であると判断できる。これらの酸素同位体比プロファイルの全体的な形状は *U. (S.) costatum* のプロファイルと類似する。本種の殻表面に見られる成長障害輪が夏季に 1 本形成される年輪であることや成長が停滞するといった成長様式は、すでに中山ほか（2014）が指摘したが、今回の幼貝部分の追加分析により、さらに確実となった。

ただし、両種の間で年輪の幅には違いが認められ、*U. (S.) obsoletum* の殻成長の前半に形成される年輪は *U. (S.) costatum* の年輪に比べ、幅が広がる傾向を示す。これは *U. (S.) obsoletum* の殻成長前半の成長停滞期では、停滞期であっても少量の付加成長が多くの個体で行われていたことを示唆する（中山ほか，2014）。

U. (S.) costatum および *U. (S.) obsoletum* の成長

酸素同位体比分析によって両種の成長障害輪が年輪であることが判明した。この結果に基づき、Walford の定差図を作成し、成長特性（初期成長値，成長勾配，推定最大到達殻径）について、祖先種 *U. (S.) obsoletum* および子孫種 *U. (S.) costatum* の成長特性を比較を行った結果、分布北縁部で比較しても、同じ産地で比較しても、*U. (S.) obsoletum* の方が *U. (S.) costatum* よりも推定最大到達殻径が大きい結果となった。ただし、唐ノ浜層群産 *U. (S.) obsoletum* の成長勾配が大きいことを除くと、祖先種 *U. (S.) obsoletum* と子孫種 *U. (S.) costatum* とで、成長特性に大きな違いは認められなかった。

U. (S.) costatum および *U. (S.) obsoletum* の緯度分布

U. (S.) costatum は、南は九州の鹿児島から北は北海道石狩湾まで広く分布している（例えば、肥後・後藤，1993；奥谷ほか，2000）。一方で、*U. (S.) obsoletum* は、宮崎層群（宮崎県），唐ノ浜層群（高知県），掛川層群（静岡県），中津層群（神奈川県）および久米層（茨城県）から産出報告があり（例えば，Makiyama, 1925, 1927；Shuto, 1956；馬場，1992；本研究），その分布は西南日本を中心とする太平洋側である。以上、*U. (S.) obsoletum* の分布北限は北緯約 36°であり，北限が北緯 44°である現生種 *U. (S.) costatum* に比べ，緯度にして約 8°南に分布していたことがわかった。

***U. (S.) costatum* および *U. (S.) obsoletum* の水深分布**

U. (S.) costatum は斎藤 (1989) の堆積環境区分の下部外浜に相当する水深に生息していることが分かっている (例えば, 佐藤, 2013 ; 櫻井ほか, 2001). 一方, *U. (S.) obsoletum* の生息水深は, 産出する地層の堆積相解析および共産する現生二枚貝類化石の生息水深から, 下部外浜と推定できる. なお, 本化石種は腹足類であるため, 死後, 本来の生息場から運搬された可能性は否定できないが, 各産地の標本の多くは殻表面の磨耗が見られないことから, 長距離の運搬はなかったと判断される. 以上, *U. (S.) costatum* は下部外浜に生息し, *U. (S.) obsoletum* は下部外浜から内側陸棚に生息していたと推定され, 両種の生息水深に大きな違いはなかったと推定される. ただし, 一部の現生種 *U. (S.) costatum* は開放的な内海, あるいは内湾にも生息している.

***Umbonium (Suchium) suchiense subsuchiense* から現生種ダンベイキサゴ *Umbonium (Suchium) giganteum* への進化に伴う生態変化**

***U. (S.) giganteum* および *U. (S.) suchiense subsuchiense* の酸素同位体比プロファイル**

相模湾産 *U. (S.) giganteum* の酸素同位体比プロファイルは全体としてなだらかなカーブを描き, $\delta^{18}\text{O}$ 値の小さな値, $\delta^{18}\text{O}$ 値の大きな値ともに連続的に記録され, 約3年分の酸素同位体比プロファイルが記録されていると考えられる. また, 高水温期および低水温期に明瞭なピークは見られず, グラフの形状も高水温期, 低水温期ともに緩やかな曲線を描く. このことから, 相模湾産 *U. (S.) giganteum* は, 年間を通して連続的に殻形成を行っていたことが示唆される. 次に *U. (S.) giganteum* の殻表面にみられる成長障害輪は夏季の高水温期から海水温が低下する時期, つまり, 秋季から冬季にかけて形成される傾向がみられた. *U. (S.) giganteum* の殻表面には, 多数の成長線が観察され, 成長障害輪の部分では成長線の間隔が狭くなる. つまり, この部分で殻成長が停滞することを示しており, 殻に記録される $\delta^{18}\text{O}$ 値の周期性を考慮すると, 相模湾に生息する *U. (S.) giganteum* は秋季から冬季にかけてから成長が停滞すると推測される. なお, 成長障害輪は秋季から冬季にかけて約1本もしくは, ほぼ同時期に隣接して2本形成されることから, 年輪であると考えられる. 次に *U. (S.) s. subsuchiense* の殻表面に観察される成長障害輪と酸素同位体比変動との関係をみると, 高水温のピークと成長障害輪の位置が一致することがわかる. つまり, *U. (S.) s. subsuchiense* の殻表面に見られる成長障害輪は夏季に1本形成される年輪と考えられる. さらに, *U. (S.) s. subsuchiense* の酸素同位体比プロファイルは夏季に相当する高水温期に上に鋭角な凸の形状を示し, また, 本種の年輪部分では微細成長線の間隔が密になり, 殻成長が停滞していることから, 掛川層群大日層から産出した *U. (S.) s. subsuchiense* は夏季に成長が停滞し, 夏季を除く季節に活発な殻成長が行われたと考えられる.

***U. (S.) giganteum* および *U. (S.) suchiense subsuchiense* の成長**

U. (S.) costatum 系統と同様に, 酸素同位対比分析の結果に基づき Walford の定差図を作成し, 成長特性を比較した.

後期鮮新世 (ピアセンジアン) の *U. (S.) s. subsuchiense* は現生種 *U. (S.) giganteum* と同様の成長特性を有していたが, 前期更新世 (ジェラシアン) には成長に伴って年間成長量が小さくなり, ま

た、寿命が長くなったことにより、結果として、最大到達殻径がピアセンジアン期の化石標本（中津層群産）に比べ、大きくなった。その後、*U. (S.) s. subsuchiense* から現生種 *U. (S.) giganteum* への進化に伴って、*U. (S.) giganteum* は祖先種に比べ、年間成長量が大きくなり、さらに、成長が緩慢になるタイミングが祖先種よりも早くなった。これにより成長勾配が小さくなり、結果として最大到達殻径が小さくなったと考えられる。

***U. (S.) giganteum* および *U. (S.) suchiense subsuchiense* の緯度分布**

U. (S.) giganteum は、南は鹿児島から北は鹿島灘以南まで分布するとされるが（例えば 肥後・後藤, 1993 ; 奥谷ほか, 2000）, われわれは宮城県沿岸での打ち上げ標本を確認していることから、太平洋側における北限は宮城県である。日本海側では富山湾, 新潟県, 秋田県の男鹿半島での報告があるが、男鹿半島産標本の確認はできていない。一方で、*U. (S.) s. subsuchiense* は、宮崎層群, 掛川層群, そして中津層群から産出報告があり（例えば, Makiyama, 1925 ; Shuto, 1956 ; 高橋, 1986 ; 馬場, 1992 ; Noda *et al.*, 1993）, その分布は西南日本を中心とする太平洋側である。なお、太平洋側の茨城県の鮮新統久米層や日立層からの本亜種の産出はない。さらに日本海側の鮮新統～更新統からは *U. (S.) akitanum* のみが産出する（例えば, 赤松・鈴木, 1991 ; 天野, 1994 ; 天野ほか, 2000）。以上のことから、*U. (S.) s. subsuchiense* の分布北限は北緯約 36°, *U. (S.) giganteum* は北緯約 38°であり、子孫種 *U. (S.) giganteum* の方が祖先種 *U. (S.) s. subsuchiense* に比べ、分布の北限が約 2°北へ拡大していることがわかった。ただし、*U. (S.) costatum* 系統と比較すると、それほど顕著な分布拡大ではない。

***U. (S.) giganteum* および *U. (S.) suchiense subsuchiense* の水深分布**

U. (S.) giganteum は、更新世～完新世の貝類群集の産状および現生の底生生物調査の結果から、斎藤（1989）の堆積環境区分の上部外浜に相当する水深に生息していることが分かっている（例えば, 松島, 1984 ; 近藤, 1991 ; 佐藤ほか, 2013）。一方、*U. (S.) s. subsuchiense* の生息水深は、産出する地層の堆積相解析および共産する現生二枚貝類化石の生息水深から、下部外浜～陸棚域と推定できる。以上、*U. (S.) giganteum* は上部外浜を中心に生息しているのに対して、*U. (S.) s. subsuchiense* は下部外浜～内側陸棚を中心に生息していたと推定され、*U. (S.) s. subsuchiense* から *U. (S.) giganteum* への進化に伴い、生息場をより水深の浅い上部外浜へ生息場所を移動したと推定できる。

考察：緯度分布の北方への拡大

緯度分布については、両系統共に高緯度側（北方）へ拡大しているが、その程度には大きな差があり、より顕著な拡大が生じているのは *U. (S.) costatum* 系統である。

両系統の化石種（祖先種）が生息していた鮮新世は、現在と比較すると地球全体が温暖な気候であったが、後期鮮新世以降、徐々に地球全体の気候は寒冷化に傾き（Lisiecki and Raymo, 2005）, それに伴って、軟体動物の分布も北半球では全体としてより低緯度側の南に移動した。例えば、亜熱帯性の *Bathytormus foveolatus* は鮮新世には現在の静岡県にまで分布していたが、現在の生息域は台湾以南の西太平洋熱帯域に縮小している（小澤ほか, 1995）。後期鮮新世以降の寒冷化に伴う分布

域の縮小はダイミョウイモガイ *Cleobula betulina* やヤコウガイ *Turbo marmoratus* にも見られる（小澤ほか，1995；Tomida and Ozawa, 1996）。

一方でこのような全体的な傾向とは逆に，現生種貝類は，化石種からの進化に際し，北限域での分布を維持するに留まらず，さらに高緯度側に分布を拡大した事例が報告されている（山岡ほか，2015）。本研究対象である本邦産 *Umbonium (Suchium)* 属主要2系統もこれと同様のパターンを示す。つまり，両系統は現生種への進化に際し，冷水域に適応したと解釈できる。

考察： *U. (S.) giganteum* 系統の進化に伴う浅い水深への移動

U. (S.) s. subsuchiense から *U. (S.) giganteum* への進化で生息場所がより浅い場所に移動したことが明らかとなったが，その最も重要な要因と考えられるのはキサゴ類の餌である植物プランクトン（珪藻類）の生産量である。南アフリカやオーストラリア，アメリカの西海岸など波当たりが強い砂浜では，破碎帯における植物プランクトンの生産が顕著であることが知られている（Brown and MacLachlan, 1990）。日本沿岸の砂浜においても同様であると考えられ，実際，神奈川県相模湾では植物プランクトン生物量（クロロフィル a）の観測から *U. (S.) giganteum* が生息する水深（水深 1–5 m）はクロロフィル a の濃度が高いことが明らかとなっている（児玉・鈴木，2010；平賀ほか，2012）。

波が砕けるような場所は物理的営力も大きく，生物にとって困難な環境であるが，その一方で成長に必要な栄養が豊富にあるという利点がある（Brown and MacLachlan, 1990）。*U. (S.) giganteum* は祖先種に比べ，より浅い水深へ生息場を移動させることで，豊富な栄養を取り入れ，初期成長を増加させたと考えられる。

また，*U. (S.) s. subsuchiense* から *U. (S.) giganteum* への進化における，上部外浜への移動や初期成長値の増加については，生態学でしばしば用いられる *r-K* 戦略（*r-K* 淘汰）の視点から考察する。一般に *K* 戦略をとる生物は，環境変化の少ない場所に生息し，これらの個体群は，体サイズの大型化，遅い成長，そして長命化などの特徴を有する（田中，2012）。一方，*r* 戦略を選択した生物は，不安定な環境に生息し，体サイズの小型化，速い成長，そして短命化などの特徴をもつと考えられている（田中，2012）。ちなみに，*r-K* 戦略の概念の有効性については種々の議論があるが，近縁な種間の生活史を議論する際には有効とされている（田中，2012）。

この概念に基づくと，生息年代最末期の *U. (S.) s. subsuchiense* は，上部外浜よりも物理的に安定な下部外浜から陸棚に生息し，子孫種 *U. (S.) giganteum* に比べ，より長命，かつより大型であることから，相対的に *K* 戦略的であると言える。それに対し，*U. (S.) giganteum* は物理的に不安定な環境である上部外浜に生息し，より短命，より小型の傾向をもつことから，相対的に *r* 戦略的であると解釈できる。元来，キサゴ類は全体として *r* 戦略者とされており（小澤，1984），*U. (S.) s. subsuchiense* および *U. (S.) giganteum* もこの例外ではない。しかし，*U. (S.) s. subsuchiense* は *r* 戦略者ではあるが，相対的には上述したような *K* 戦略的特徴も持ち合わせていたと考えられ，*U. (S.) s. subsuchiense* から *U. (S.) giganteum* への進化によって，より *r* 戦略的な適応が生じたと考えられる。以上のように，化石の産状から推定された生息場所の浅海化と，貝殻の分析から推定された *r* 戦略的な適応への変化は，*r-K* 戦略論のモデルと合致する。