

九州産ヤチグモ類の生物地理学的特性

奥村 賢 一

〒305-0005 茨城県つくば市天久保 4-1-1 国立科学博物館動物研究部

Department of Zoology, National Museum of Nature and Science, 4-1-1 Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan
E-mail: okumura@kahaku.go.jp

Abstract — In this paper, the species of the subfamily Coelotinae (Araneae: Agelenidae) known to be from Kyushu, Japan are reviewed, and their biogeographical data, including those of three new genera established by Okumura (2020), are added to the article published in the last volume of this journal (Okumura, 2020, pp. 77-94). The remarkable variation of genital organs and the unique distribution of several species are specifically explained. The speciation, or morphological variation, of coelotine spiders in Kyushu is probably due to the frequent volcanic activity and rising and falling of the sea level that has occurred in the past, which may have caused the division of their habitats. Although classification problems still remain in the species group of *Coelotes yaginumai*, subdivided into 10 species, *Coelotes ikiensis* and *Coelotes hataensis*, which are both distributed in Kyushu, are considered to be different species by showing parapatric distributions and clear differences in the morphological characteristics of genital organs. The relationship between the shape variations of the epigyne and the homology of the form of male palp in *Aeolocoelotes unicatus*, *Aeolocoelotes unzenensis* and *Tegecoelotes ignotus*, is also discussed.

Key words — biogeography, Coelotinae, distribution, Japan, Kyushu, morphology, variation,

要 旨 — 本稿では2020年に記載したヤチグモ類の3新属を含む複数の九州産の種について、特に変異や分布域が特殊な種を中心に生物地理学的な情報を補完する。九州産ヤチグモ類の現在の分布状況や変異の要因となったのは、同地域で頻りに起こった火山活動と間氷期の海進による生息域の分断の可能性が高い。特にサイゴクヤチグモ属 *Aeolocoelotes* では過去に分断された地域での側所分布が顕著に見られる。またヤチグモ属 *Coelotes* 中で10種に細分化されたカミガタヤチグモ種群の分類には疑問が残るが、九州産の2種、イキヤチグモ *C. ikiensis* とハタヤチグモ *C. hataensis* は側所分布や雌雄生殖器形態に明瞭な差があることから別種とみなして問題ない事を述べる。さらにサイゴクヤチグモ *A. unicatus*、ウンゼンヤチグモ *A. unzenensis*、ヤマヤチグモ属 *Tegecoelotes* のカタチガイヤチグモ *T. ignotus* の外雌器形態の変異と雄触肢形態の同姓性の関係についても紹介する。

キーワード — 生物地理, ヤチグモ亜科, 分布, 日本, 九州, 形態, 変異

はじめに

一般に陸生の小動物のうち、歩行移動によってのみ分布拡大をおこなう生物では、その分散能力の低さゆえに地理変異や種分化を起こしやすく、分類学、系統学、生物地理学の点で興味深い研究対象となる。クモ類の中でもバルーニングをおこなわないグループは海洋、河川、山塊などによる隔離を受けて、種分化や変異を起こす傾向が強い。たとえばナミハグモ類ではファウナの解明と並行して、特に西日本に生息する種を中心に種ごと、個体群ごとの分布状況や変異のパターンが詳細に示された(井原 2008, 2009)。また、洞窟を主たる生息場所にしてい

クモでも同様の傾向が知られている。日本産ホラヒメグモ類では洞ごと、もしくは互いに近接した洞窟群ごとに雌雄生殖器の形態や眼の配列に変異が生じており、分化の要因や分類学的ランクの位置づけ、分布の特徴についてしばしば議論がなされてきた(八木沼 1972, 1973, 1976, 1979a, 1979b; 入江 1987)。並行して多くの種の記載もなされ、現在日本産ホラヒメグモ類は59種が知られている(加村 & 入江 2009; Tanikawa & Yawata 2013)。

ヤチグモ類においても上記のクモ類と同様の特性を有することがよく知られている。すなわち一般にヤチグモ類とよばれるタナグモ科ヤチグモ亜科に属する分類群のクモは、バルーニングをおこなわず移動分散を歩行によってお

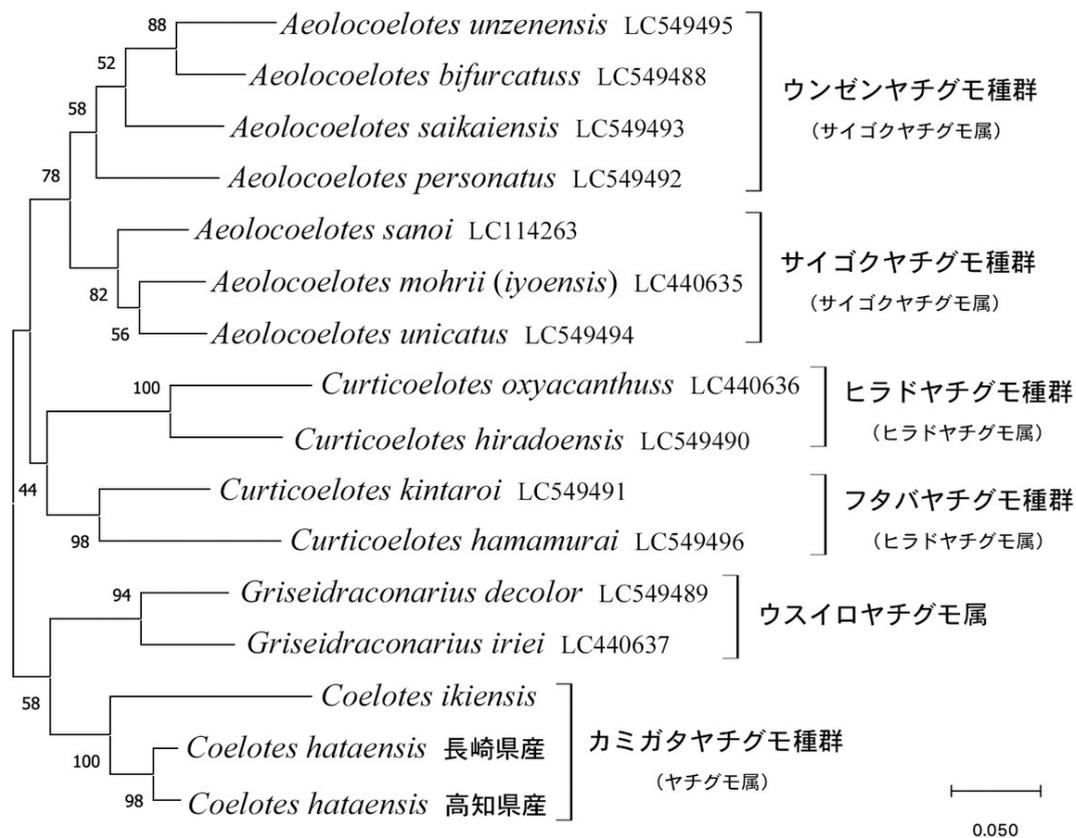


図 1. 本稿で挙げたヤチグモ類の系統関係 (学名右の表記は INSDC への遺伝情報登録番号・カミガタヤチグモ種群 3 個体については未公開)

こなうことや、好洞窟性の種が少なからず存在することなど、種分化や地理変異の点から見た場合に特異的なグループである。たとえば多くの島嶼が第三紀鮮新世から第四紀更新世に成立した琉球列島では、それぞれの島嶼域において種分化していることが知られており、大隅諸島以南に分布する全 30 種のうち、本土に分布せず各島もしくは互いに近接する島嶼間のみでの固有種は 27 種を数えることが明らかになっている (下謝名 2003; Nishikawa 2009; Okumura 2013; Okumura et al. 2020; 鈴木 & 奥村 2020)。また本土においても、かつて単独種として扱われていたクロヤチグモ *Coelotes extialis* L. Koch 1878 やカミガタヤチグモ *Coelotes yaginumai* Nishikawa 1972 では、同系統内において隣接する地域ごとに連続的な形態変異を伴いつつ、多くの種に分化していることが示唆された (Nishikawa 2009)。ただし上記 2 種の各グループについては、近縁種間で雌雄生殖器形態の差が連続的かつかなり緩やかに生じていることから、真に別種かどうかの判断は慎重に行うべきであるという見方もある。また著者が長らく研究を続けた九州では、近似種間での明瞭な側所分布や同種内での著しい変異の出現など、

大変興味深い事例が多く見られることが明らかになった。

本稿ではある程度情報が得られた九州地方のヤチグモ類のうち、2020 年に提唱した 3 新属の説明の補完と、生物地理学的視点からの重要な情報を紹介する。

九州におけるヤチグモ類の種分化と分布域形成の背景

九州では同系統に属する種間で側所的、もしくは異所的分布をする例が多く、種分化の要因や年代と関連付けた研究は奥が深い。まずは昨年新たに提唱した 3 つの属について、原著論文を補完する生物地理学的な説明を行う。また九州に生息するカミガタヤチグモ種群においては、本州・四国と異なり例外的に顕著な種分化が生じていることを併せて紹介する。

1. サイゴクヤチグモ属 *Aeolocoelotes* の地理的分化パターンと分布域の形成

サイゴクヤチグモ属は 7 種から構成される大型で後牙堤に 2 歯をもつグループである。さらにこれら 7 種についても遺伝情報の違いからサイゴクヤチグモ種群 3 種とウンゼンヤチグモ種群 4 種の 2 つに分けられている (図 1)。

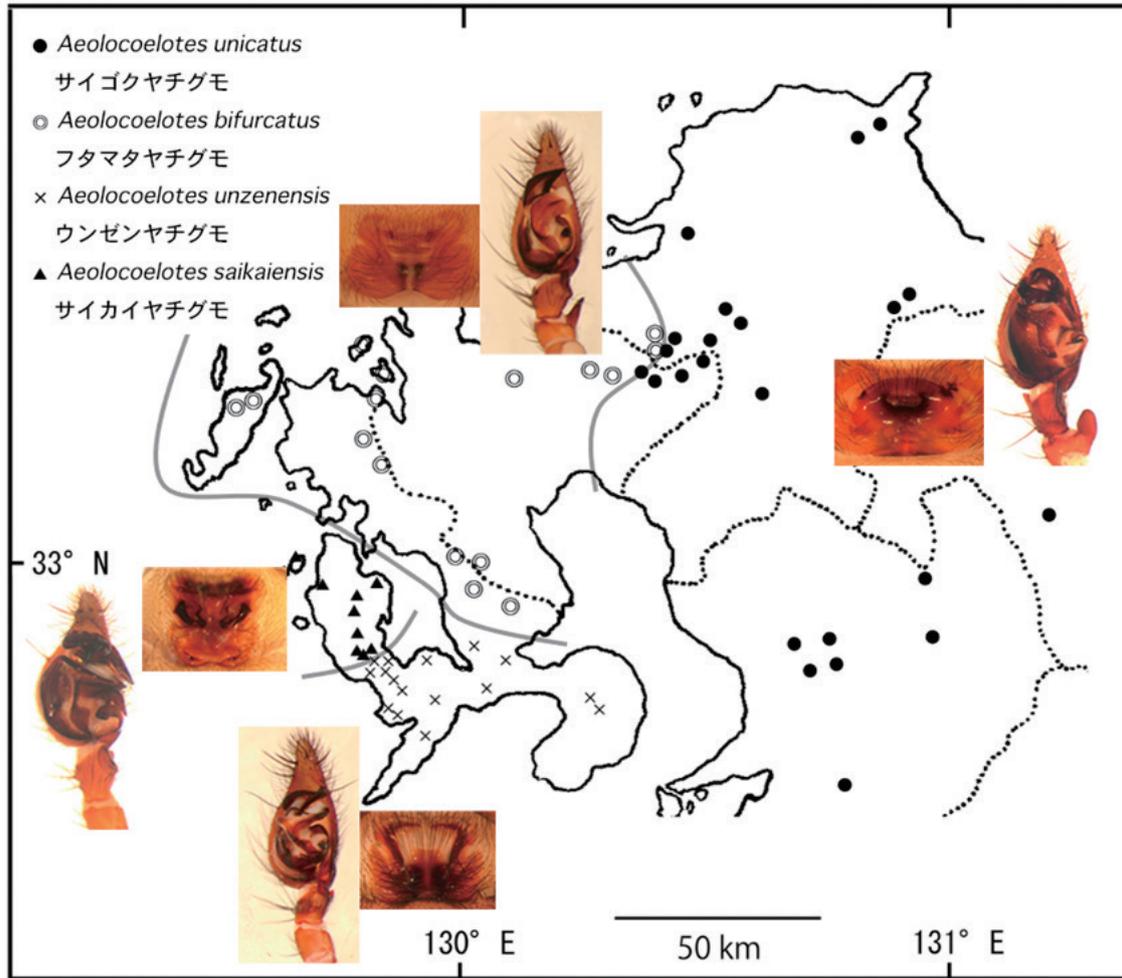


図2. 九州北部におけるサイゴクヤチグモ属4種の分布境界

九州内においてはサイゴクヤチグモ種群のサイゴクヤチグモ *Aeolocoelotes unicatus* (Nishikawa 1977) と、ウンゼンヤチグモ種群のウンゼンヤチグモ *Aeolocoelotes unzenensis* (Okumura 2013), フタマタヤチグモ *Aeolocoelotes bifurcatus* (Okumura & Ono 2006), サイカイヤチグモ *Aeolocoelotes saikaiensis* (Okumura 2013), カメンヤチグモ *Aeolocoelotes personatus* (Nishikawa 1973) の5種が分布し、九州本土全域と、本土に近接する島嶼域から確認されている。このうちカメンヤチグモを除く4種は明瞭な側所分布を示す(図2)。サイゴクヤチグモは長崎県を除く九州全県に広域分布するが、佐賀県においては背振山地東部の神崎市、鳥栖市および三養基郡近郊のみである。また天草諸島からも得られているが、本土からの距離が比較的離れている離島には生息していない。フタマタヤチグモは平戸島や松浦市鷹島、同福島などの本土に近接した離島を含む長崎県北部、多良山系、佐賀県北部の背振山系に分布し、福岡県では背

振山系に連なる福岡市南部の油山での生息も確認している。両種の分布境界はこれまでの記録をもとに推察すると、福岡県側から佐賀県側にかけて南北に、福岡市中心部～筑紫郡那珂川町～背振山～神崎市吉野ヶ里町付近にあると考えられ、ちょうど背振山地東部を南北に縦断するかたちとなる(図2)。

サイゴクヤチグモとフタマタヤチグモは同属ながら雌雄生殖器官の形態面で異なっており、互いに別の種群に分類している。現在両種群間で明瞭な分布境界が形成されている要因として、地理的障壁が関与している可能性がある。両種群の分化後はおそらく背振山地と三郡山地の間の低地帯が移動の妨げとして存在していた可能性が高く、以下の二つの要因が関与していると考えられる。まず第1に、筑紫平野は西日本最大の沖積平野、すなわち海進の影響を受けやすい低地であるとともに、中央部地下には第四期の大規模な堆積層が存在している(下山ら, 1994a; 下山,

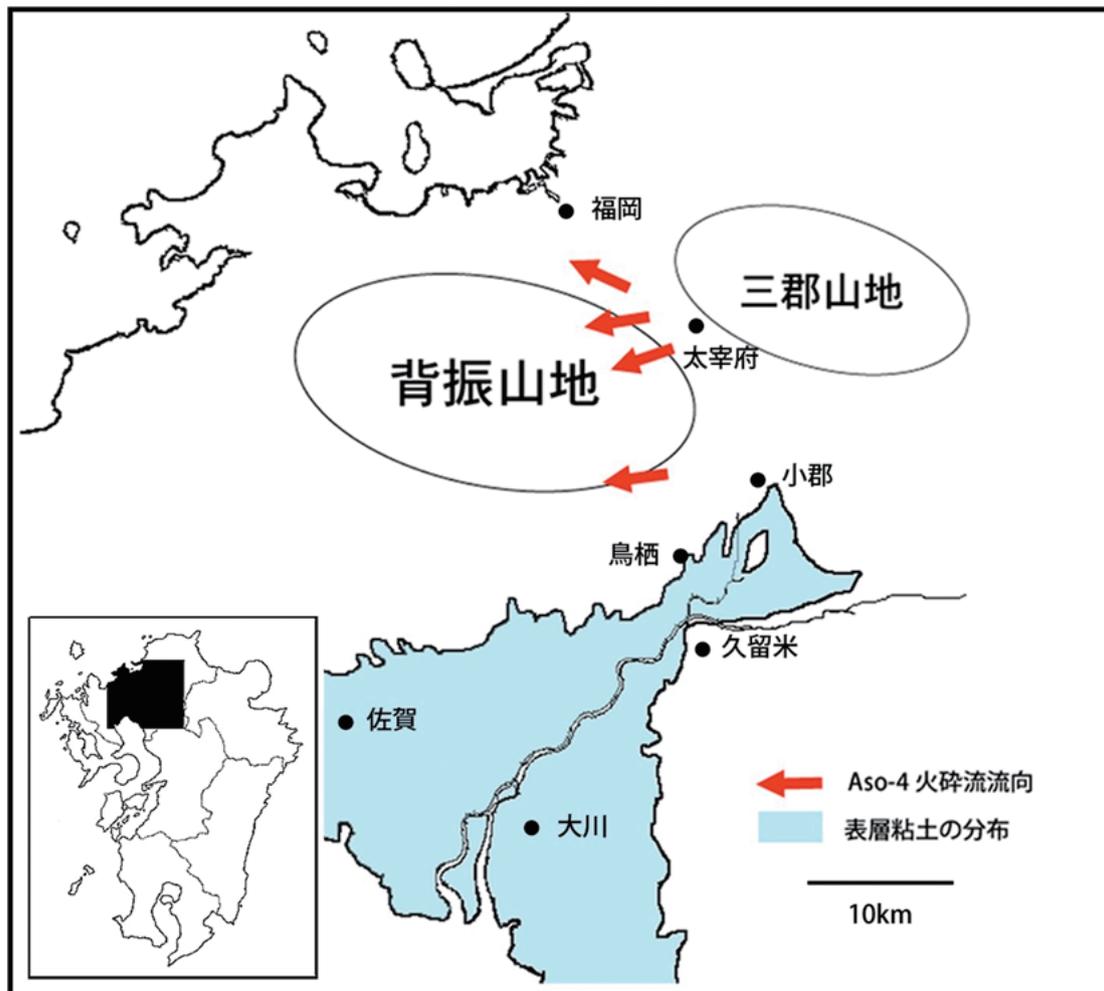


図3. Aso-4 火砕流流向および表層粘土の分布
(下山ら, 1994 および下山, 1996 をもとに作成)

2001a). また背振山地と三郡山地を隔てる福岡-二日市断層による北北西-南南東の谷間には古第三紀層が堆積している(下山, 2001b). つまり現在の福岡市から太宰府市, 大野城市, 小郡市を経て, 久留米市, 大川市, 柳川市にいたる地域は第三紀~第四紀には長期にわたり海域もしくは河川や低湿地であった可能性が高い. 第四紀に到来した複数回の氷期による陸地化がおこったとしても乾燥化は起こりにくく, 間氷期には堆積層が形成されるような海進が再び起こったはずである. 例えば筑紫平野北東部の筑後川中流域は, 第四紀完新世に蓮池層と呼ばれる汽水~淡水域で形成された粘土層を堆積し, 現在の福岡県小郡市付近まではヨシの繁茂する河口性湿地であったことが堆積物中の証拠として残っている(下山, 2001a). すなわち福岡平野から背振山地と三郡山地間の低地を経て筑紫平野にいたる地域は第三紀から第四紀にかけてヤチグモ類の分布や移動の

大きな障害になっていたことが推測される. ヤチグモは主として森林内のリターや, 石, 倒木の下などに生息するクモであり, 適度な湿気は必要であるものの, 氾濫や高潮の影響を受けかねない河川や海浜付近, さらにヨシが繁茂するような湿原といった環境には生息しない. 第2に阿蘇火山の大規模噴火による火砕流の影響が挙げられる. 第四紀に生じたこの噴火は火砕流堆積物の噴出年代の測定でのべ4回であったことが明らかになっており, カルデラの外側に広がった火砕流堆積物は九州の大部分から中国地方にまで分布している(小野, 1984). 特に8.5~8.9万年前におこった4回目の噴火(いわゆるAso-4)では, 広範囲にわたり火砕流堆積物中から倒木が出土したことから, 大規模な植生破壊があったことが分かっている(下山ら, 1994b; 下山 1996). 火砕流の拡散方向が倒木の倒れていた方向をもとに, 福岡県太宰府市, 筑紫野市付近から北西および西

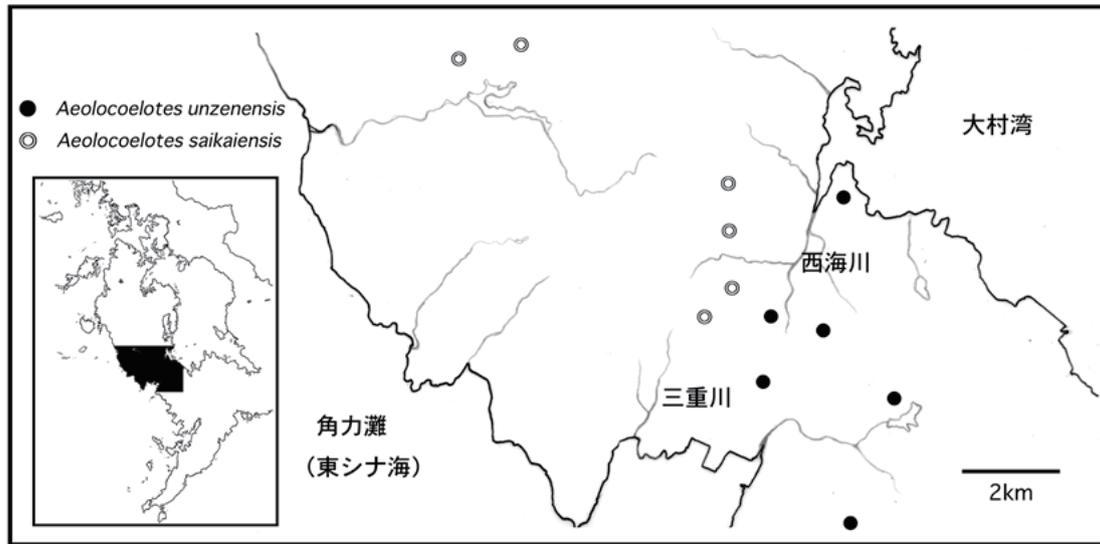


図 4. ウンゼンヤチグモ種群 2 種の西彼杵半島基部における分布

方向へ向かう経路と、背振山地南麓を沿って西へ向かう経路に分岐していたことが判明している。つまりこの大規模な火砕流によってちょうど背振山地を取り囲むような形で九州北部の東西が分断されたことになる。上記の 2 点をまとめたものを図 3 に示す。

以上のような地形的要因と地史的要因により、北部九州においては両種群が東西に明瞭に分かれた状態で分布するようになったと思われる。しかしながら現在の分布境界は上述のように、過去の移動・交流の障壁となっていた地域よりもやや西側に入った背振山東麓に存在する。つまり移動の障壁が比較的緩くなった時期、おそらくウルム氷期以降から現在までの間に、サイゴクヤチグモが西の背振山地側へ侵入していったと思われる。

サイゴクヤチグモが分布しない九州北西部ではフタマタヤチグモに加えて最西端の長崎県においてウンゼンヤチグモとサイカイヤチグモが分布する (図 2)。これら 3 種のうち最も近縁なのはフタマタヤチグモとウンゼンヤチグモである (図 1)。形態的特徴からもそれを裏付ける証拠がある。まず雄触肢の構造で目に付くのがウンゼンヤチグモとサイカイヤチグモに膝節突起がないことである。しかしそれ以外の全体的な構造については、ウンゼンヤチグモはむしろフタマタヤチグモの形態に類似している。例えば細い三角形の指示器が斜めに伸びており、中部把持器先端が湾曲せずに突起状となり二分している点などである (Okumura 2020)。このようにこれら 3 種は生殖器の構造に部分的な類似性を各種間で残しつつ、種分化を起こしていったことがわかる。では九州北西部の狭い範囲で 3 種は

どのように分化していったのか。ウンゼンヤチグモは長崎県の雲仙山系から諫早市南部を経て長崎市街地に近接する低山帯で確認されており、北西部は西彼杵半島基部の長崎市西海 (にしうみ) 町、琴海町、畝刈町まで分布する。サイカイヤチグモは西海大島の百合岳と西彼杵半島全域で確認され、南東部は長崎市西海町まで分布している。つまり両種の分布域は長崎市西海町および琴海町において、互いにかかなり近接している。しかしながらこの地域での両種の分布は厳密な側所分布であることが明らかになり、分布境界は、西海川河口 - 県道 115 号線南側山麓 - 三重川にいたる北東 - 南西方向のラインであることがほぼ判明した (図 4)。このうち琴海町に属する県道 115 号線南側山麓域は標高 50 ~ 150 m 程度のなだらかな低山帯で、北側斜面にサイカイヤチグモが、南側斜面にウンゼンヤチグモが生息している状況である。確認した両種の生息域間の最短は直線距離で 1km 程度である。両種が混生する地域はこれまでのところ確認できていない。

西彼杵半島で種、もしくは亜種の分化を生じた例は昆虫類でも報告されており、アリヅカムシ類 *Pselaphogenius* 属のセイヒヒゲナガアリヅカムシとアラメヒゲナガアリヅカムシがウンゼンヤチグモ種群の 2 種と大変良く似た分布パターンを示している (Nomura 1999)。またヒメキンイロジョウカイの対馬亜種において西彼杵半島のみに出現するタイプ (黒緑型) が判明している (今坂, 1989)。このように複数の生物種で西彼杵半島基部での分布境界線が存在する事実は、一定期間同地域周辺での個体群どうしの往来が妨げられるといった、種もしくは亜種への分化を促す

要因が存在したことを示唆する。その結果、特にヤチグモのような歩行分散のみをおこなうクモ類や、アリヅカムシのように後翅が退化し、移動能力に乏しい昆虫が西彼杵半島内で独立種を形成していったと思われる。こうした要因を考える上で参考となるのは第四紀に複数回おこった氷期と間氷期の交代である。間氷期における海面上昇のうち、リス・ウルム間氷期でのいわゆる下末吉海進では現在の海水準と比較して最大で+10mの海面上昇があったとされている(貝塚ら 1985)が、大村湾周辺部の貝化石を含む海成段丘堆積層の存在を根拠に同地域での海面上昇は+20mに達していたとして、諫早-多良山系間の諫早地峡と諫早-島原半島間の愛野地峡は水没、海峡化し、諫早市以西と島原半島は島嶼化したとする説も提唱されている(波多江 1976; 早田 1985)。この値を西彼杵半島基部の地形図に当てはめると、東シナ海側で長崎市畝刈地区周辺が水没、大村湾側で西海川の中流域までが水没することになり、この間は幅1kmほどの狭い地峡で接続するのみとなる。地質図でも実際に西海川河口から中流域に沿うかたちで第四系の堆積物が認められる(西山, 1992)。そしてこの狭い地峡が成立したと考えられる地域とほとんど一致する場所の北西側、南東側に、現在それぞれサイカイヤチグモとウンゼンヤチグモが生息している。おそらく西彼杵半島は諫早周辺と異なり、完全な島嶼とはならなかったものの、分散能力に乏しい生物にとって狭い地峡が互いの地域での交流を阻む要因となったことは推測できる。今坂(2006)は雲仙岳固有種のウンゼンチビゴミシと固有亜種であるルリクワガタ雲仙亜種が出現した要因としてリス・ウルム間氷期の島原半島の島嶼化をあげており、西彼杵半島でのウンゼンヤチグモ種群の側所分布の要因にも関係している可能性がある。

ただし種分化を考える上では問題点がある。リス・ウルム間氷期の年代は13万年前から7万年前にかけてであり、生物進化の視点から考えるとそれほど昔のことではなく期間も短い。ウンゼンヤチグモとサイカイヤチグモは雄触肢の膝節突起がない共通点を除けば雌雄生殖器形態は互いにかなり異なっており、短い期間でこうした差異が生じることはおそらくあり得ない。そのためサイカイヤチグモと残り2種(ウンゼンヤチグモとフタマタヤチグモ)の祖先種との分化には別の要因が引き金となった可能性が大きいことを考慮する必要がある。長崎市周辺は前述した間氷期よりさらに古い年代の新第三紀中新世(900-600万年前)から第四紀更新世80万年前にかけて断続的に火山活動が生じており、各年代の火山岩類の分布が確認されている(松本, 1992)。長崎市周辺部で起こった火山活動が長年にわたり両種の祖先種の生息域を寸断した結果異所的種分化を生じさせ、その後火山活動が終息したのち両種が分布拡大を続けた。そして先に述べた狭い地峡を形成しやすい西

彼杵半島基部において互いの拡大を妨げられた結果、現在の分布状況になった可能性の方が高い。

ウンゼンヤチグモとフタマタヤチグモは諫早地峡部分が分布境界となっており、諫早市街地周辺の低山帯にはウンゼンヤチグモが生息するが、多良山系側にはフタマタヤチグモが生息する(図2)。これら2種の側所分布も前述した海進による陸地の分断や、繋がった後も長期にわたってヤチグモ類が生息できない低湿地帯であったことに由来する可能性がある。しかしながら現在までの期間の短さは西彼杵半島基部と同様で、両種が分化した正確な地域や要因は不明である。

最後にカメンヤチグモについて触れておく。本種は他の6種と異なり本州中部から四国、九州まで広く分布し、九州においてはサイカイヤチグモを除く3種の分布域と重なるといった例外的かつ特殊な分布をしている。しかし、九州での分布から、興味深いことが判明した。本種が得られた地域は広範囲ながら標高は650mから1200mにかけての高地で局所的である(図5)。九州においてカメンヤチグモと同所的に分布する同属3種は低地でも多く見られるのに対し、本種は低地では全く確認されていない。つまり同属他種との間に垂直方向で側所分布的な状況が生じているのである。ただ他の3種は標高が高いところでもある程度得られているため、完全な住み分けがなされているとは言えないが、こうした特殊な傾向にあることは他所の状況も比較すれば納得できる。例えばサイカイヤチグモが生息する西彼杵半島ではカメンヤチグモは得られていないが、この地域には標高600mに達するような山はない。また、四国の中央部である四国中央市から南国市にかけてのライン以東には、サイゴクヤチグモ属の中では現在のところ本種のみが確認されているがこの地域では低地から高地まで幅広く分布し、さらに同属他種がない山口県を除く本州においても同様である。こうした九州内で生息が確認されていない地域や九州以外の分布域における生息地標高を鑑みると、分布拡大後に同属他種と同所的に生息するようになった九州の個体群は何らかの要因で高所部へ追いやられた可能性がある。

以上のように垂直方向も含めた広い視点で見ると、四国に生息しなくてもサイゴクヤチグモ種群に属するトサノヤチグモとイヨヤチグモを含むサイゴクヤチグモ属7種は互いにほぼ側所分布をするということができ、これら7種が同じ系統である根拠の1つともなり得る(四国における同属3種の分布は奥村 2020を参照)。ただしカメンヤチグモはウンゼンヤチグモ種群に含めているが、先に挙げた九州での両種群の境界からはるかに東まで分布域を有することから、逆にサイゴクヤチグモ種群に属する、もしくはいずれにも当てはまらない可能性もあり疑問の残る種でもある。

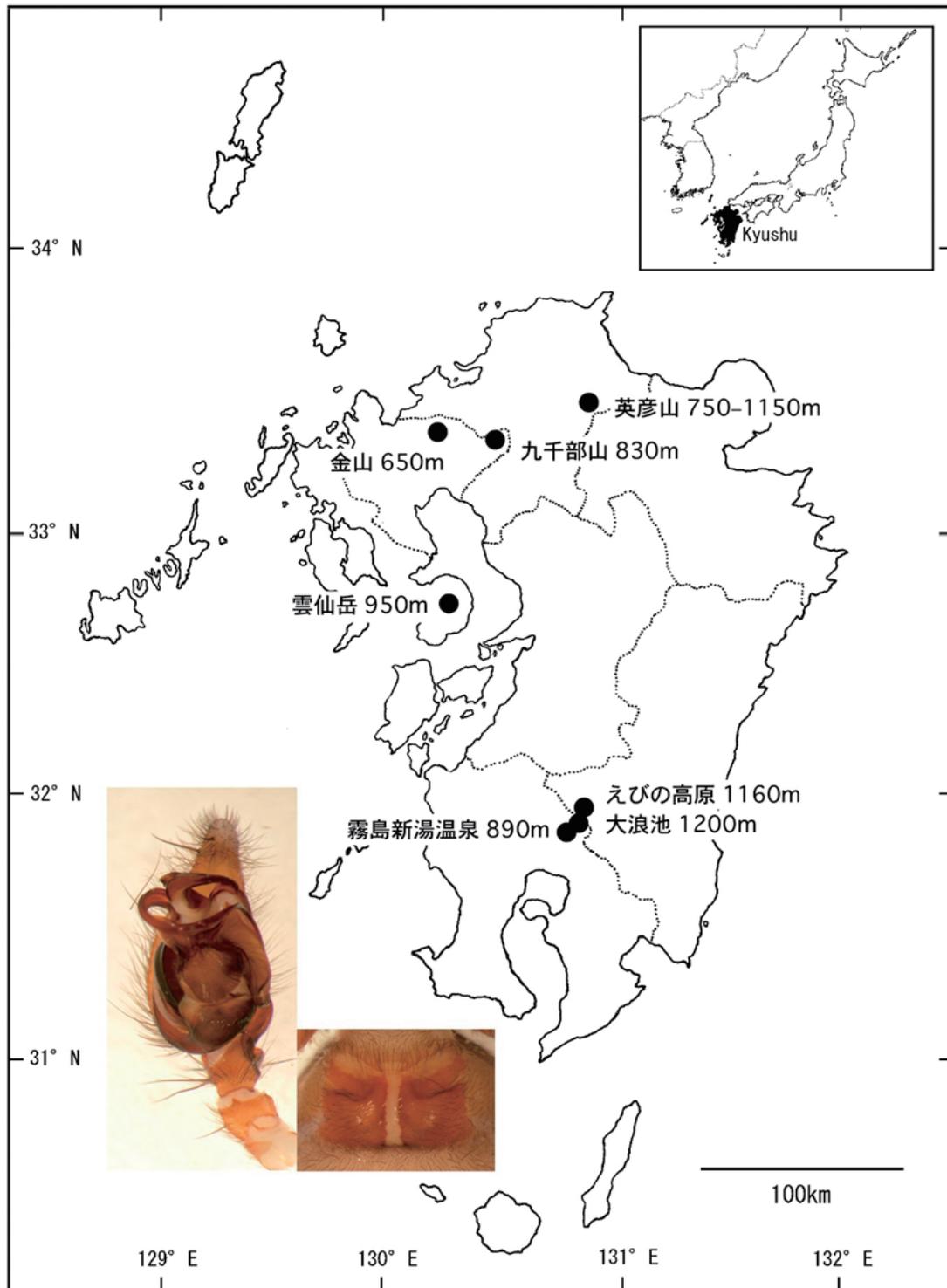


図5. 九州におけるカメンヤチグモの生息確認地域

2. ヒラドヤチグモ種群 (ヒラドヤチグモ属 *Curticoelotes*) の分布域の特徴

前述のサイゴクヤチグモ属同様に2つのグループから

なるヒラドヤチグモ属の本種群は、ヒラドヤチグモ *Curticoelotes hiradoensis* (Okumura & Ono, 2006), ミクサヤチグモ *Curticoelotes sawadai* (Nishikawa, 2009), ミツイシヤチ

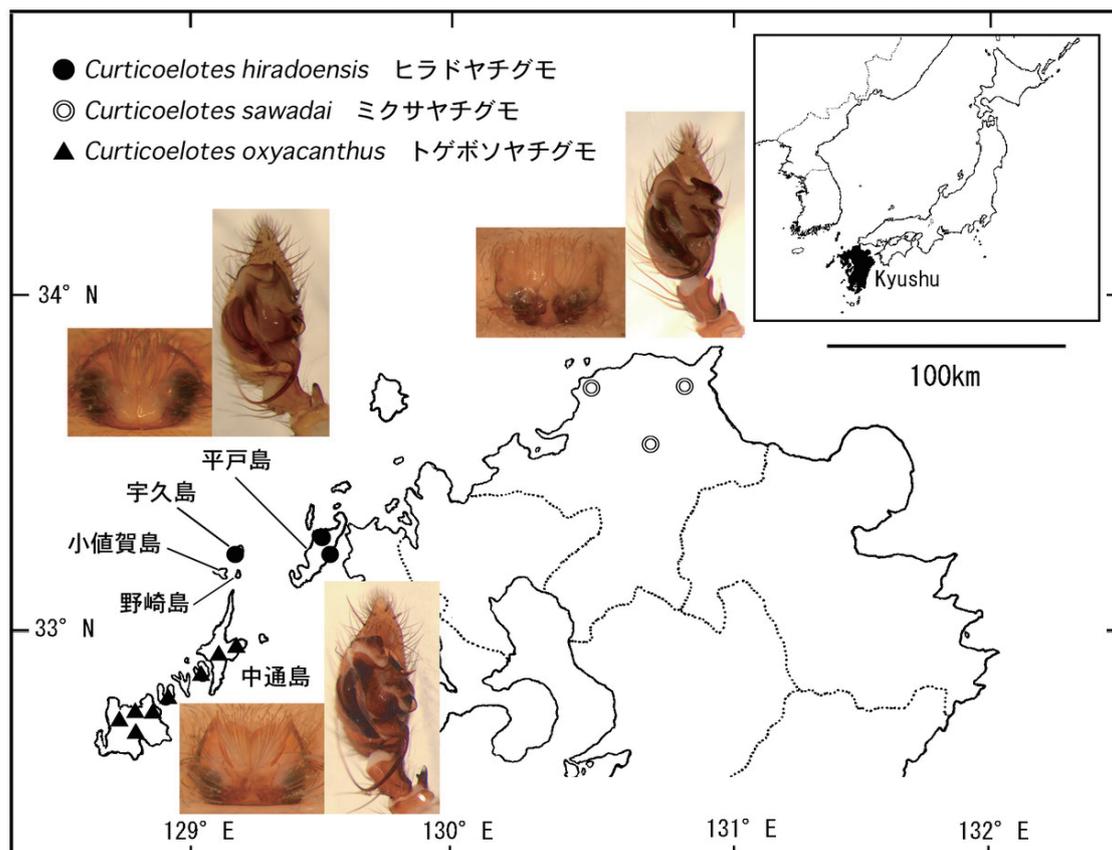


図6. 九州北部でのヒラドヤチグモ属3種の分布

グモ *Curticoelotes taurus* (Nishikawa, 2009), トゲボソヤチグモ *Curticoelotes oxyacanthus* (Okumura, 2013) の4種が西日本に分布する。九州における本種群は宇久島を除く五島列島にトゲボソヤチグモ、平戸島と宇久島にヒラドヤチグモが分布し、九州本土では福岡県北九州市、飯塚市および嘉麻市でミクサヤチグモを確認している(図6)。ミクサヤチグモについては関門海峡を挟んだ本州側にも広く分布している。これら3種はいずれも雌雄生殖器の形態が互いに類似するが、同種内に限れば生息域が分断された個体群どうしでも、それぞれの間での形態形質は安定しており、変異は生じない。このことから同系統内で生殖器に緩やかで連続的な形態変異をおこす他のヤチグモ類(クロヤチグモ種群、カミガタヤチグモ種群など)に比べて、比較的同等が容易なグループである。ここで興味深いのは五島列島最北端の宇久島にはトゲボソヤチグモではなく、ヒラドヤチグモが分布している点である。トゲボソヤチグモが分布する五島列島最北端は中通島で、宇久島との距離は約9kmであり、宇久島-平戸島間の18kmに比べて短い。それにも関わらずヤチグモの分布で宇久島と平戸島との間に共通

性が見られることは興味深い。両種の分布域の形成や種分化については現時点では情報不足である。例えば宇久島の南西に位置する小値賀島では現在のところヒラドヤチグモ種群は確認されていない。同じく宇久島南方に位置する野崎島についても同様のことがいえるが、野崎島は1990年代以降無人島になっており、鹿の食害や踏みつけによる林床の荒廃が著しく、ヤチグモ類そのものの生息が危機的状況だと考えられる。さらに長崎県北部(平戸市田平町、松浦市)から佐賀県北部(伊万里市、唐津市、背振山系)にかけてもヒラドヤチグモ種群が全く得られていないこともある。これら分布の空白域における生息の有無が現時点ではまだはっきりしていないため、ミクサヤチグモを含めた九州北部での本種群の分化や分布域形成の過程を明らかにするのは困難である。なお九州に生息しない残りの1種ミツイシヤチグモと、フタバヤチグモ種群の2種(フタバヤチグモ、マサカリヤチグモ)については本項での言及は省略する。

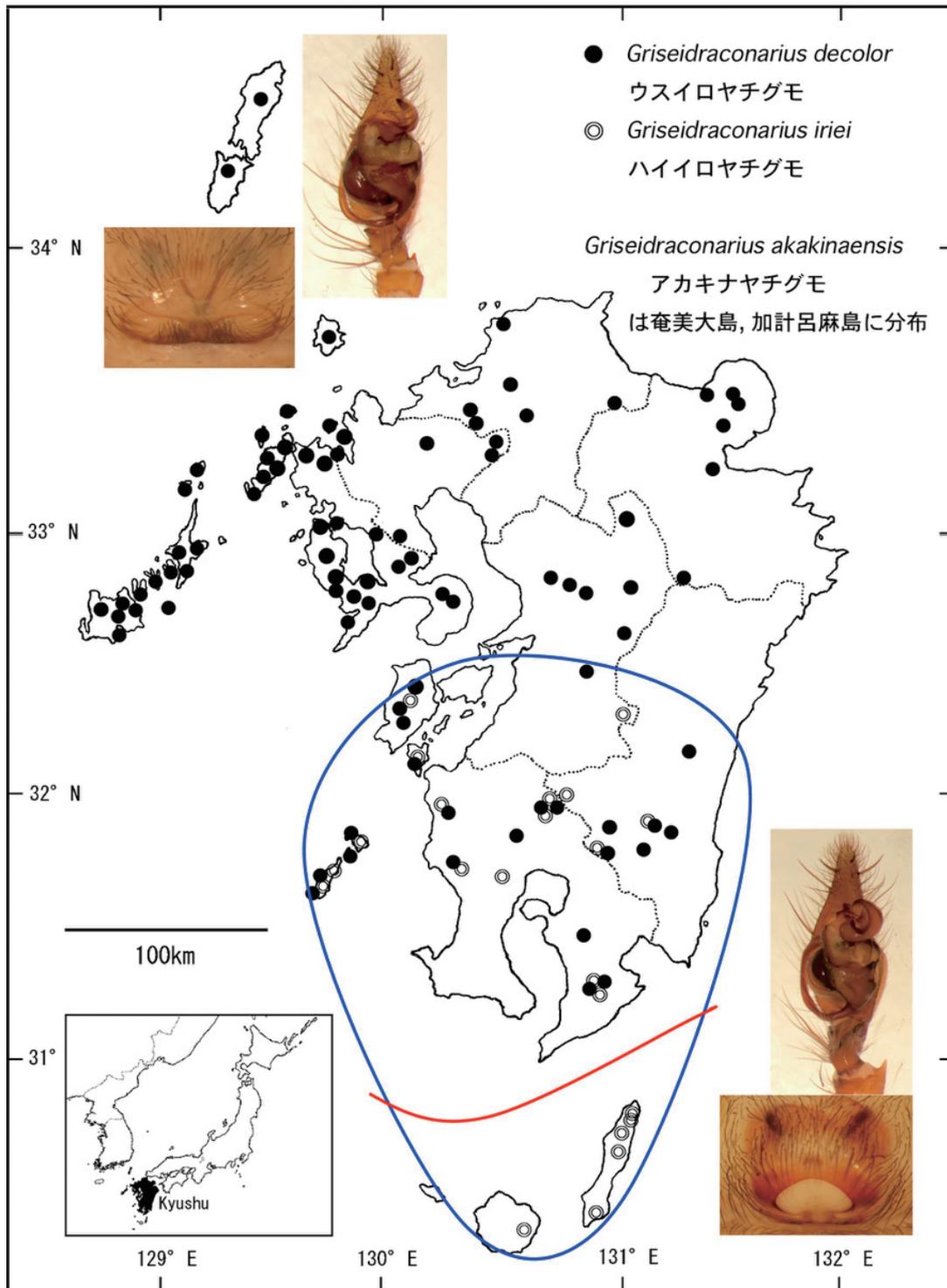


図7. 九州におけるウスイロヤチグモ属2種の分布境界

3. ウスイロヤチグモ属 *Griseidraconarius* の種分化と分布域の特徴

本属は西日本全域に生息するウスイロヤチグモ *Grise-*

idraconarius decolor (Nishikawa 1973), 九州本土南部と周辺離島に生息するハイイロヤチグモ *Griseidraconarius iriei* (Okumura 2013), さらに奄美大島, 加計呂麻島に生息する

アカキナヤチグモ *Griseidraconarius akakinaensis* (Shimojana 2000) の3種から構成される。本属は日本産ヤチグモの中でも体色が薄いのが特徴であり、外見で種を識別することがある程度可能である。ウスイロヤチグモは九州において最も広範囲に分布するヤチグモ類で、本土全域に加えて大隅諸島を除く主要な島嶼全てに生息する一方、ハイイロヤチグモは南九州および天草諸島、甌列島、大隅諸島のみ分布する(図7)。両種の生息は本土においては完全に同所的であり、厳密な生殖隔離がおこっているものと考えられる。さらに同系統のアカキナヤチグモはトカラ海峡をまたいで奄美大島に分布することから、属の分化に加え種分化も相当昔に生じたと思われる。本土での同所的分布は逆にこれを裏付ける証拠にもなり得る。種分化がかなり古い時代に起こったと考えられるため本土産の2種に関してはその要因について妥当な説明を加えるのは難しいが、現在の分布状況の成立要因の可能性については第四紀後期更新世以降から間断なくこの地域で生じた火山活動が挙げられる。当時の九州南部は加久藤、始良、阿多の各カルデラおよび霧島火山群といった火山の宝庫で、これらの活動にともない噴出した火山砕屑物や火山灰によって同地域の生息域は頻繁に破壊されたと考えられる。そのためすでに種分化を起こしていた2種はこの間同地域への分布拡大は難しい状況にあったが、火山活動の収束後、両種が次第に侵入し現在のよう同所分布をするようになったと思われる。またわずかに被害を免れた地域が存在し、そこで生き残った他の種の個体群に地理変異をもたらしたことも考えられる。同地域では後に述べるようにサイゴクヤチグモの外雌器における顕著な種内変異も認められることから、火山活動に由来する生息域の分断がヤチグモにはたらいたことが推測される。

本属ではウスイロヤチグモが西日本全域に分布するのに比べ、ハイイロヤチグモは九州南部に分布が限定されているが、先に述べたように同所的な生息状況を踏まえると種分化からはかなり時間が経過していると思われる。そのため以前から互いの生息域へ進出し続けておりウスイロヤチグモが大隅半島まで南下を終えたのに対し、ハイイロヤチグモは現在まさに北上中であるということも考えられる。ちなみに奄美大島よりさらに南方の伊平屋島と沖縄島に生息するイヘヤヤチグモ *Coelotes iheyaensis* Shimojana 2000 も同じ系統に属することが最近判明し、本属の分化年代が非常に古いことの追加証拠となった。いずれ分類の変更を行う予定である。

4. カミガタヤチグモ種群の九州での種分化と生息域

本種群はカミガタヤチグモ *Coelotes yaginumai* Nishikawa, 1972 として記載された関西地方に生息する種と系統的に同一とされる種のグループである。カミガタヤチグモの記

載以来、長らく近似種の記載はなされなかったが、2009年に9種が新種として記載され、合計10種からなる大きな種群を形成するにいたった(Nishikawa, 2009)。しかしながら緒言で述べたように、雌雄生殖器の形態形質に連続的かつ軽微な変異が認められるものどうしても独立種として扱われたため、それぞれの中間的な形質を有する個体の取り扱いで新たな問題を呈した。幸い九州に限れば雌雄生殖器の表徴が互いかけ離れた2種、イキヤチグモ *Coelotes ikiensis* Nishikawa 2009 とハタヤチグモ *Coelotes hataensis* Nishikawa 2009 がほぼ側所的に分布し、中間的な形質を持った個体も出現しないため、別種として扱うことに差し支えないと考えている(図8)。ただしイキヤチグモはカミガタヤチグモを含む本州、四国産の一部の近縁種と類似しており、別種かどうかについては今後検討すべきである。

これまでに確認された本種群の分布域は九州西部と南部に偏っており、福岡県、大分県および熊本県の本土部、さらに宮崎県の南部を除く地域からは得られていない(図9)。しかしながら中国地方からイキヤチグモに雄触肢の形態が類似するアリタヤチグモ *Coelotes aritai* Nishikawa 2009 が、高知県からは九州との共通種であるハタヤチグモが得られていることから、九州東部においても本種群が分布している可能性はきわめて高い。これら空白域における本種群の確実な分布の有無や種構成を明らかにしていくことが必要である。

九州産2種のうちイキヤチグモは長崎県壱岐島をタイプ産地として記載されたが、その後西彼杵半島を除く長崎県本土と佐賀県北部にも分布することが判明した。これに対し、長崎県平戸島、西海大島、西彼杵半島、熊本県天草諸島、甌列島を含む鹿児島県にはハタヤチグモが分布する。両種の分布境界は長崎県においてほぼ明らかになっており、平戸島と本土間の平戸瀬戸から西彼杵半島北端と針尾島間の針尾瀬戸を通過して大村湾に入り、そこから西彼杵半島基部の長崎市琴海町西海郷付近を通過して角力灘にいたるラインである。ただし琴海町西海郷では両種の混生が確認された。分布境界となっている2カ所の海峡の幅は、平戸瀬戸が最短部で500 m、針尾瀬戸が170 mで、いずれも架橋されているほど短い距離である。海峡による隔離での種構成の変化がこのような短距離において成立していることは、一部のヤチグモ類で見られる稀有な特徴である。これに加えて本種群では西彼杵半島基部での両種の分布境界が成立しており、この点において先に述べたウンゼンヤチグモ種群との共通性が見いだされる。海峡ではないにもかかわらず、複数種群の分布境界をなすという点で、西彼杵半島基部は生物地理学的にたいへん重要かつ興味深い場所である。本土南部にはハタヤチグモのみが分布し、九州西岸の天草諸島から東シナ海上の甌列島にかけても分布する点は、長崎県において平戸島や西海大島など西部離島域

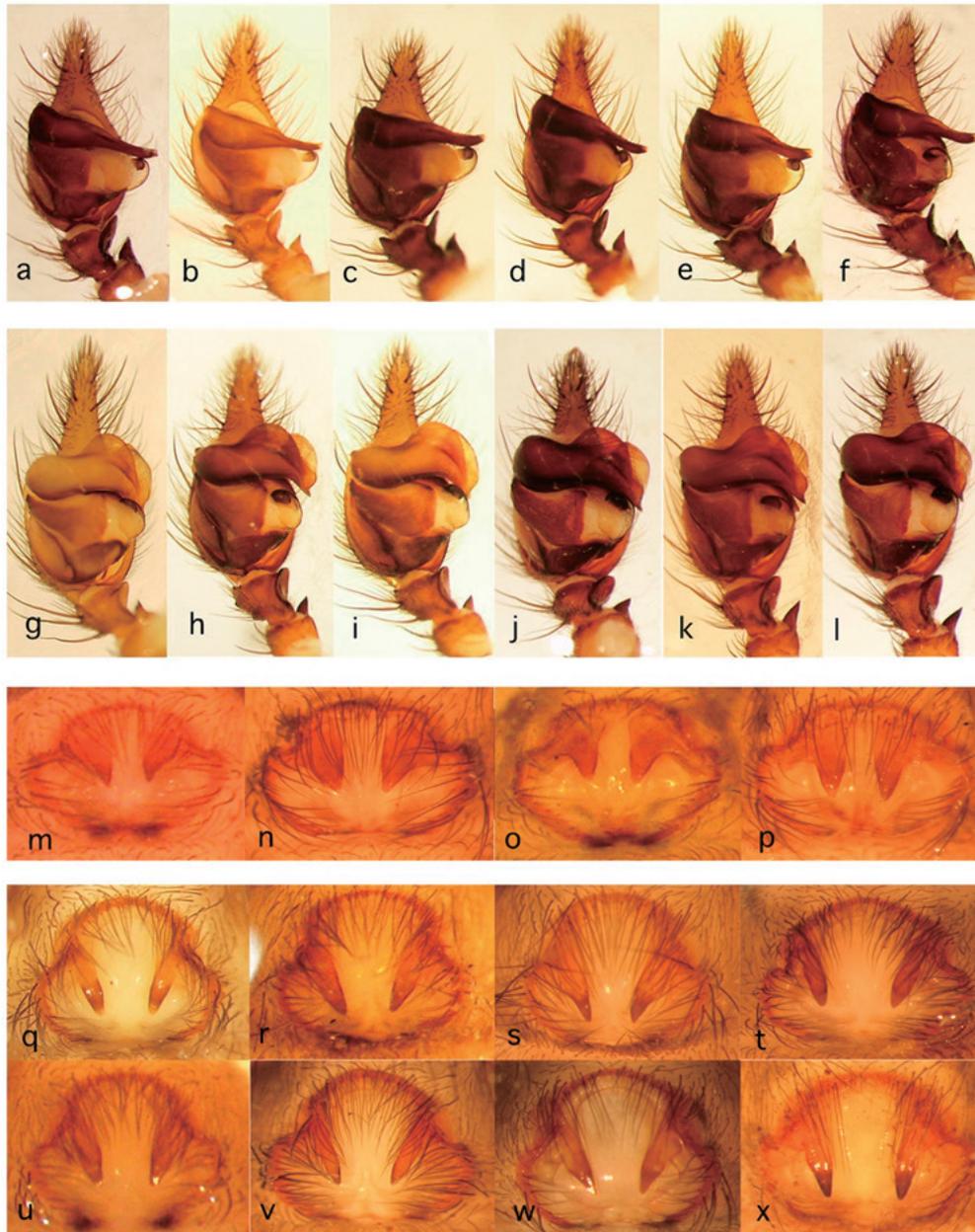


図8. 九州におけるカミガタヤチグモ種群2種の生殖器比較

イキヤチグモ (a-f, m-p), ハタヤチグモ (g-l, q-x). a. 佐賀県作礼山; b, m. 雲仙市小浜町; c, n. 松浦市志佐町; d. 樺島; e, o. 長崎市岩屋山; f, p. 諫早市高来町; g, q. 平戸市安満岳; h, r. 西海市大島; i, s. 西海市七ツ釜郷; j, t. いちき串木野市深田; k, u. 霧島市湯之野林道; l, w. 上甕島江石; v. 出水郡長島; x. 肝属郡肝付町大平

に本種が分布する点と似ている。現在のところ熊本県本土では確認していないが、鹿児島県の霧島山系と隣接する宮崎県南西部、さらに大隅半島には分布しており、今後宮崎県中部から大分県で確認されれば四国からの分布の連続性を示唆する要因となる。

本種群の具体的な分岐年代は不明だが、第四紀の初期以

前はかなり早い段階と考えられる。その根拠としてハタヤチグモの同種内での異所的分布が挙げられる。ハタヤチグモは九州本土南部以外に天草諸島、甕列島、西彼杵半島、平戸島に分布し、九州西方を中心にかなり広範囲にわたっており、さらには四国にも分布している。第四紀における複数回の氷期と間氷期の交代の中で九州西岸は海進による

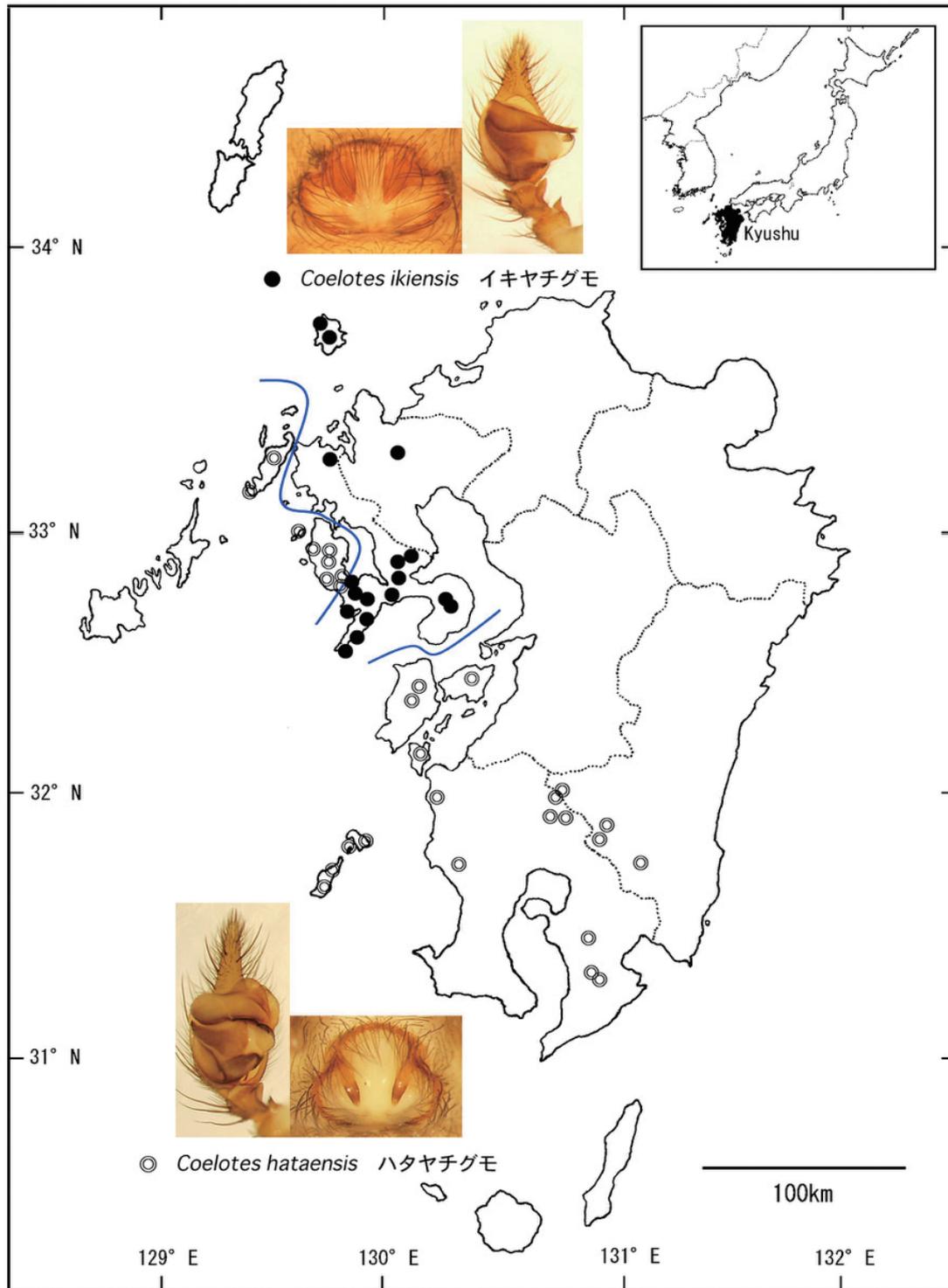


図9. 九州におけるカミガタヤチグモ種群2種の分布境界

多島化と海退による陸地化，陸橋の形成を繰り返したはずである。この過程ですでに分化していたハタヤチグモが島嶼域に取り残される，もしくは逆に本土-島嶼間での移動をおこなったりした結果，現在のような複雑かつ広範囲に

渡る分布をなすに至ったと思われる。現在生息する各地域の個体群間で雌雄ともにほとんど地理変異が見られない(図8)ことや，互いの生息域がかなり離れた長崎県と高知県の個体間で遺伝情報の類似性が高い(図1)ことから

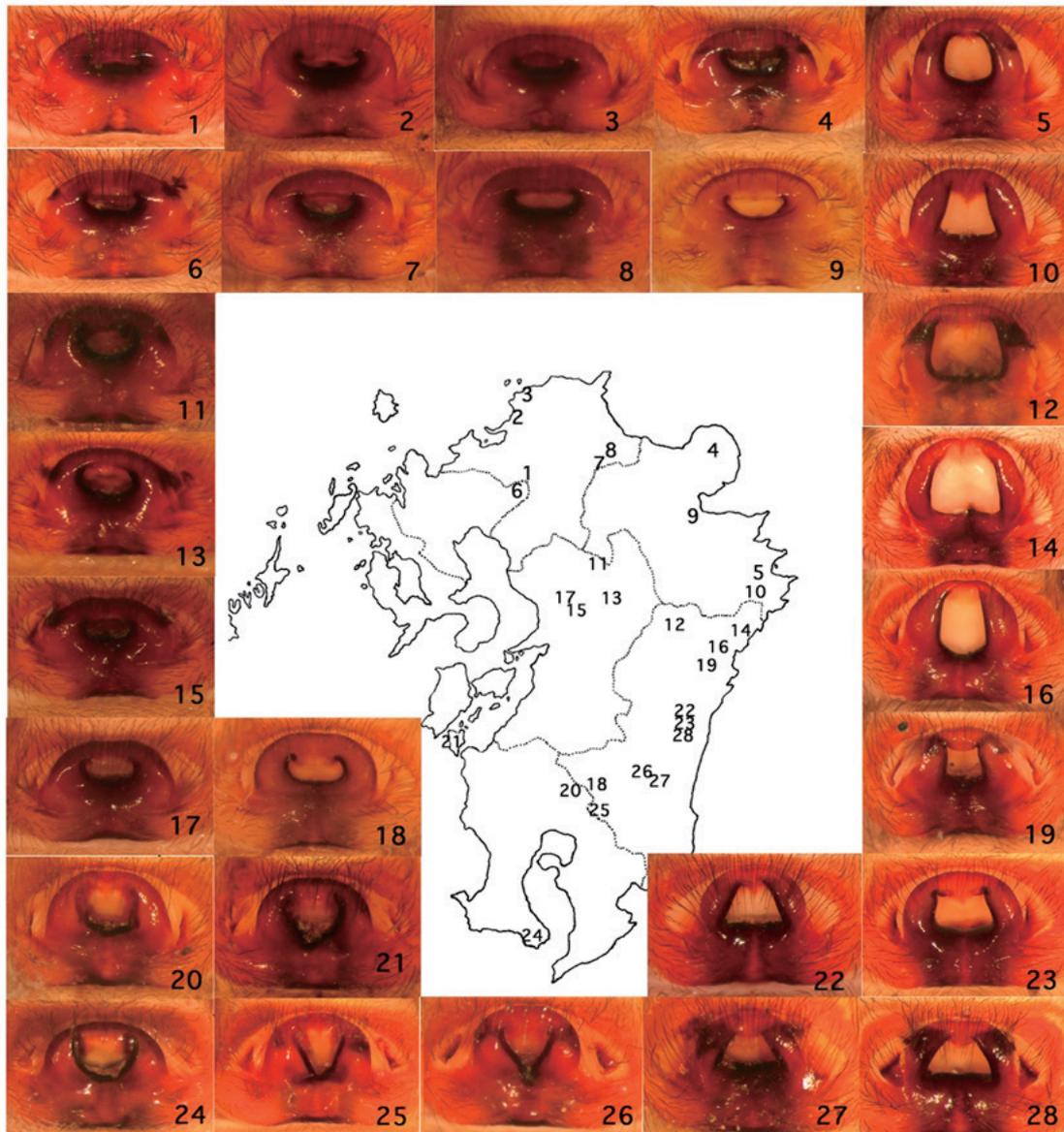


図 10. 九州におけるサイゴクヤチグモ外雌器の地理変異

1. 筑紫野市天拝山; 2. 福岡市立花山; 3. 宗像市湯川山; 4. 国東市黒木山; 5. 佐伯市弥生町; 6. 鳥栖市河内ダム; 7. 田川郡英彦山; 8. 京都郡みやこ町; 9. 別府市鶴見岳; 10. 佐伯市宇目; 11. 菊池市菊池溪谷; 12. 西臼杵郡高千穂町岩戸; 13. 阿蘇郡南阿蘇村清水峠; 14. 延岡市北川町; 15. 熊本市梶尾町; 16. 東臼杵郡門川町; 17. 熊本市改寄町; 18. 小林市夷守岳; 19. 日向市東郷町山陰; 20. 霧島市霧島田口; 21. 出水郡長島川床; 22. 児湯郡木城町中之又; 23. 児湯郡木城町川原; 24. 指宿市開聞岳; 25. 都城市御池町; 26. 東諸県郡綾町南俣; 27. 東諸県郡綾町綾城址; 28. 児湯郡木城町石河内

も、第四紀を通して個体群間の交流が多く of 地域で問題なく生じていた証拠となり得る。

同種内での変異と生物地理学的考察

1. サイゴクヤチグモ雌の変異の要因

サイゴクヤチグモは九州北西部（長崎県および佐賀県の大部分）を除いた九州本土全域と天草諸島に分布するが、

本土から比較的離れた距離にある甌列島、種子島、屋久島からは得られていない。また中国地方西部（山口県）や四国西部（愛媛県、高知県）にも分布することが知られている。本種は雄触肢の変異がほとんど認められない反面、外雌器の地理変異が顕著で、特に大分県南部から宮崎県に生息する個体で、外雌器開口部の大きさと形状が大幅に変化する（図 10）。佐賀県、福岡県、熊本県北部および大分県

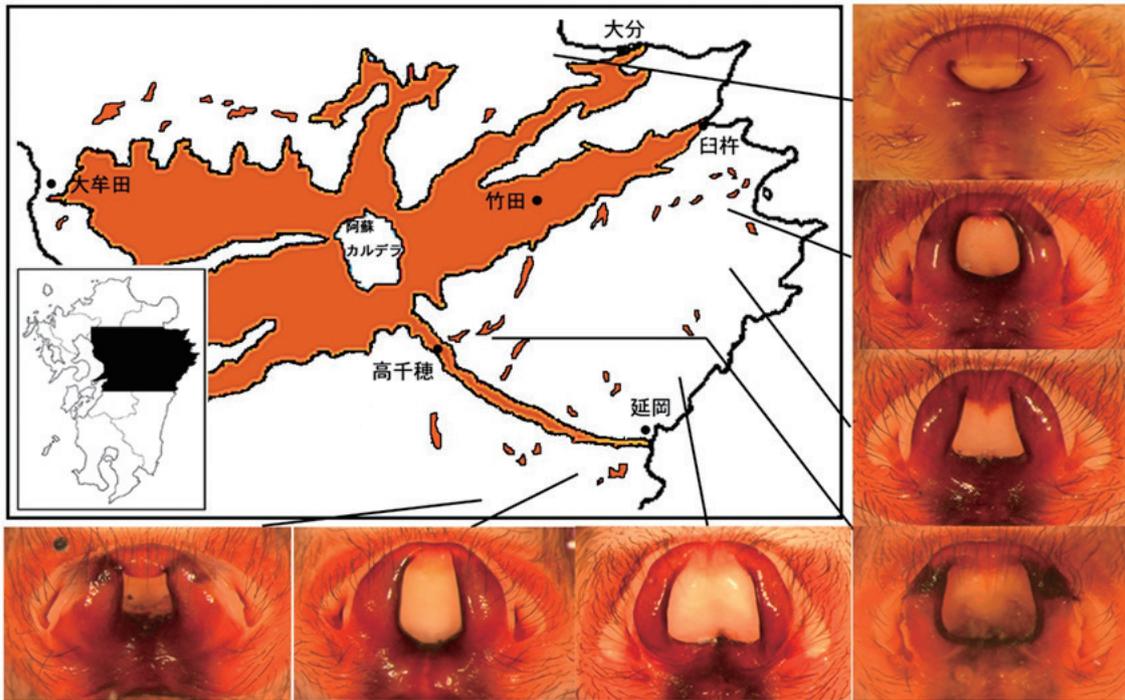


図 11. 阿蘇火砕流 (Aso-4) による中九州の分断とサイゴクヤチグモ外雌器の変異パターン (Aso-4 火砕流の分布は小野, 1984 を元に作成)

北部に生息する個体では、開口部は外雌器中央に位置し、比較的小さく左右に広がった形状である (図 10-1-4, -6-9, -11, -13, -15, -17)。これに対して大分県佐伯市から宮崎県延岡市、西臼杵郡の個体では、外雌器開口部が大きく広がり、さらに宮崎県東臼杵郡の個体になると前後方向へ伸張した状態になる (図 10-5, -10, -12, -14, -16)。しかし東臼杵郡に隣接する日向市から中部の児湯郡では形状は類似するが開口部の大きさが小型化する (図 10-19, -22, -23, -28)。さらに南部の東諸県郡や都城市の個体になると開口部が逆三角形を呈するものが出現する (図 10-25, -26)。鹿児島県の個体では開口部の大きさは宮崎県中部から南部の個体同様小さく、形状がほぼ正方形に近くなる (図 10-20, -24)。これらの変異のパターンを比較していくと、隣接域に対して急激に形態が変化する地域が、大分県南部から宮崎県北部にかけてと宮崎県南西部の 2 カ所にあることが分かる。このことは上記の 2 カ所が過去に一定期間の地理的隔離によって、隣接地域の個体群との交流が妨げられた可能性を示唆する。もちろん本種が分布する他地域でも一時的な隔離が生じた場所もあるだろうが、変異の度合いを見たときに特にこれらの 2 カ所は顕著である。いずれも該当個体群が分布する地域の標高や地史から考えて、間氷期の海進が要因ではなく、過去の火山活動で生じ

た火砕流堆積物や火山灰による生息域の分断が大きいと思われる。

大分県南部から宮崎県北部は第四紀更新世後期の阿蘇火砕流によって、二度にわたり周辺域から分断されたことが堆積物の証拠から判明している (小野 1984; 小野&渡辺 1985)。一度目は 12 ~ 13 万年前の Aso-3 でこのときの火砕流は火口から東方に向かって現在の大分県竹田市付近を通り、大野川河谷を北東に流れ、佐賀関半島北側基部から別府湾口にいたる経路と、南東方向の宮崎県高千穂町を通り、五ヶ瀬川沿いの河谷を流れ、延岡市から日向灘にいたる経路であった。二度目はフタマタヤチグモとの分布境界の項でも述べた 8.5 ~ 8.9 万年前の Aso-4 で、このときは Aso-3 の経路に加えて、竹田市から臼杵市にいたる方向にも大きな流れがあったことが分かっている。さらに火砕流堆積物によって河谷が埋め立てられた後も、堆積物自身の圧密や高温による溶結の結果、中心部が沈下し、流水が堆積前の谷と同じ場所を流れることで再びもとと同じ位置に峡谷が形成されるという (小野ら 1977)。つまり大分県竹田市から大野川河谷にかけてと、宮崎県高千穂町から五ヶ瀬川河谷にかけては阿蘇火砕流の影響で河谷が埋め立てられた後も浸食作用による峡谷の再形成により、ヤチグモ類の移動分散は困難であった可能性が高い。こういった状況

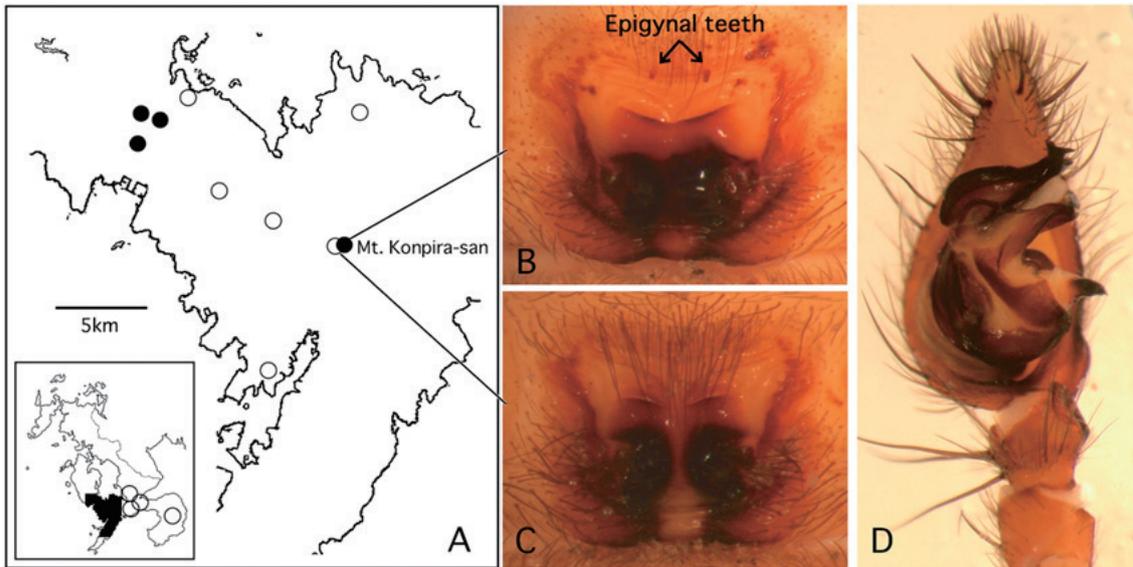


図 12. ウンゼンヤチグモ外雌器の同所的変異

長崎市周辺部でのウンゼンヤチグモ雌の採集地 (● 外雌器突起あり, ○ 外雌器突起なし); B. 外雌器突起を有する個体; C. 外雌器突起を持たない個体 (標準個体); D. 2タイプの雌個体と同所で得られた雄

下において阿蘇カルデラから大分県臼杵市方向と、宮崎県高千穂町から延岡市を結ぶラインの内側に取り残された個体群で外雌器開口部が大きくなる変異が生じたものと推測される (図 11)。

宮崎県南西部で出現する外雌器開口部が逆三角形の形状の個体群について、地理的隔離の視点から詳細な説明をするのは難しい。それはこの地域に隣接する加久藤カルデラや霧島火山群が後期更新世以降、頻繁に噴火活動をおこしていたことによる (井ノ上, 1992; 森脇, 2001)。前者の例としては特に大規模な噴火となった 33 万年前の加久藤カルデラ形成での火砕流堆積をはじめとして、10～11 万年前の阿多火砕流、2.5～2.8 万年前の入戸火砕流の噴出・堆積がある。また後者では 30～15 万年前の古期火山群の噴火に続いて、10 万年前頃に始まった二反野降下スコリアを噴出した活動 (給源火口不明) やえびの岳・白鳥山・竜王岳・二子石などからの溶岩流がある。さらに 3.5～5 万年前の夷守岳の噴火、完新世に入ってから新燃岳、高千穂峰での噴火等では大量の火山灰や降下軽石を降らせた。以上のように鹿児島県北東部から宮崎県南西部においては、噴火活動のたびに、火砕流や火山灰が周辺地域に堆積し頻繁に地域生態系の破壊をもたらしていたことが推測される。現在これらの地域に生息している種や個体群は、その多くが各地域の火山活動が終息もしくは沈静化した後、隣接域から順次進入してきたものであろう。そのような中で噴火の被害からわずかに免れた地域がパッチ状に

存在し、そこにサイゴクヤチグモ個体群の一部が残されたと仮定するのが、隔離による変異の可能性として高いように思われる。

以上に挙げた地史的な分化シナリオはあくまで形態の変異パターンに基づく推論にすぎない。このシナリオを検証するためには、種の分布域内における多地点のサンプリングに基づく集団遺伝学的な解析を行い、種内における遺伝的多様性および遺伝的集団構造を明らかにした上で、形態変異との対応関係ならびに集団間の分岐年代等を明らかにしていく必要がある。

2. 生物地理学的検証による外雌器形態の種内変異

前項のサイゴクヤチグモで述べたようにヤチグモ類では外雌器形態に多様な変異を生じる種が多い。雌のみを見れば別種とみなしても問題ない程の変異が各地域の個体群に生じている。しかしこれらの変異が連続的であること、雄にはほとんど変異が見られないこと、さらに複数地域から得られた個体の遺伝情報の類似性などを根拠にサイゴクヤチグモについては全てを同種の種内変異として扱うことをすでに記述した (Okumura et al. 2016; Okumura 2020)。実はこれらに加えて、外雌器形態に大きな変異を生じているとしても同種と判断することのできる追加証拠が複数種で見ついている。

サイゴクヤチグモと同属であるウンゼンヤチグモでも外雌器に興味深い変異が見られる。ほとんどの生息域では外

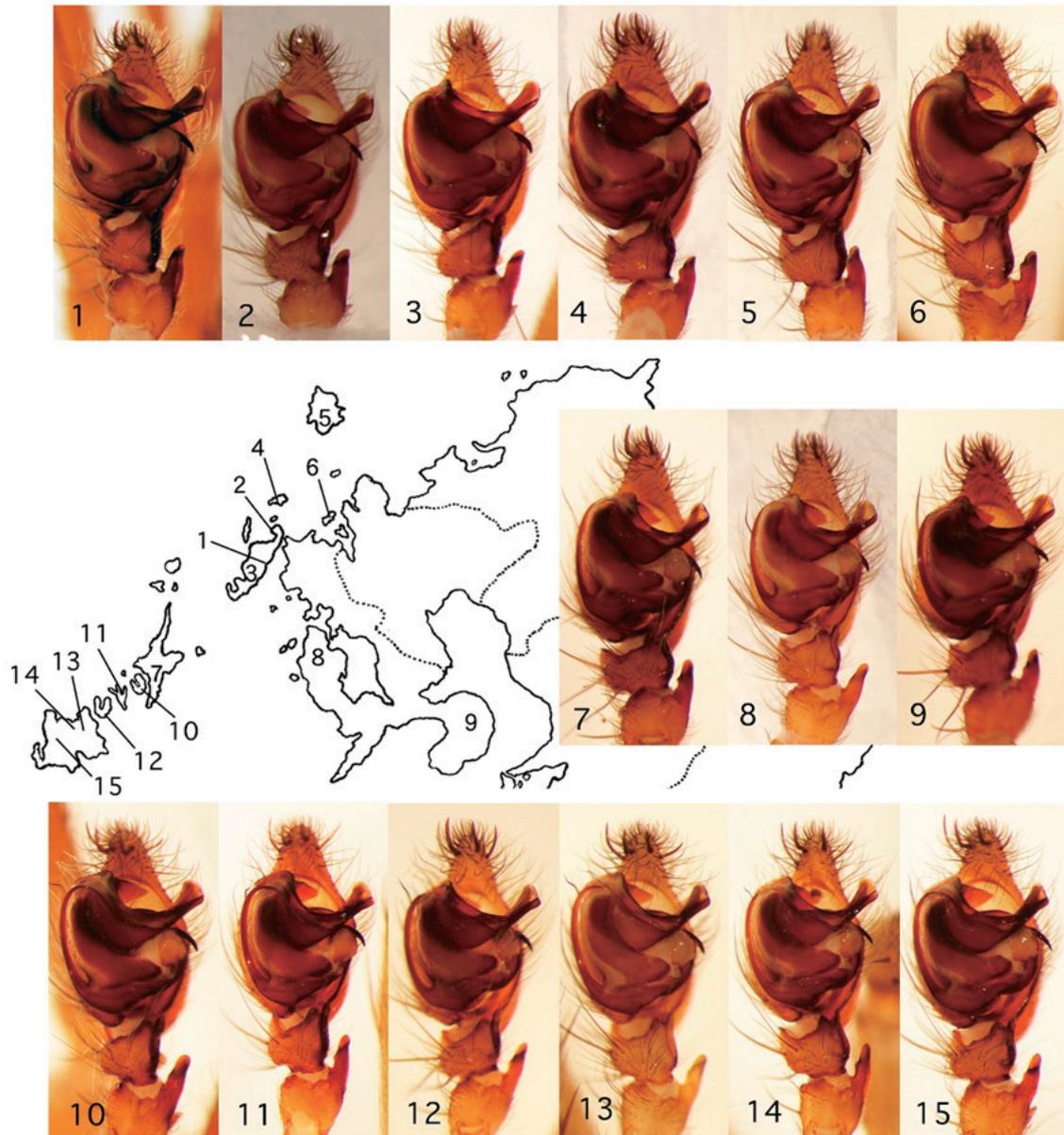


図 13. カタチガイヤチグモ雄触肢の比較

1. 平戸島京崎; 2. 平戸島田ノ浦; 3. 平戸島草積町; 4. 的山大島平ノ辻; 5. 壱岐島初瀬; 6. 鷹島牧ノ岳; 7. 中通島遠見番岳; 8. 西海市伊佐ノ浦; 9. 雲仙九千部岳; 10. 若松島竜観山; 11. 奈留島熊高; 12. 久賀島大開; 13. 福江島笹岳; 14. 福江島岐宿町; 15. 福江島中嶽

雌器突起がない個体であるが長崎市北西部の非常に狭い範囲の個体群からのみに外雌器突起が出現することは過去に報告している (Okumura 2020). しかしその後手持ちの標本を再確認したところ, 長崎市中部の金比羅山から採集された雌個体に外雌器突起を持つものと持たないものが混在していたことが明らかになった (図 12). ただ突起は北西部の個体群よりもかなり微小である. すなわちこの地域に生息するウンゼンヤチグモの雄 (図 12D) は外雌器突起を

持つ雌と持たない雌の両方と交接する可能性がある. ちなみにここで示した雌は外雌器突起の有無以外に, 開口部中央の裂け目 (atrial slit の一部) の形状など他の部分でも顕著な違いが見られる. さらにヤマヤチグモ属のカタチガイヤチグモ *Tegecoelotes ignotus* (Böesenberg & Strand, 1906) でも同様の事例が確認された. カタチガイヤチグモは対馬を除く長崎県全域と佐賀県, 福岡県北西部に分布し, ヤマヤチグモ *Tegecoelotes corasides* (Böesenberg & Strand, 1906)

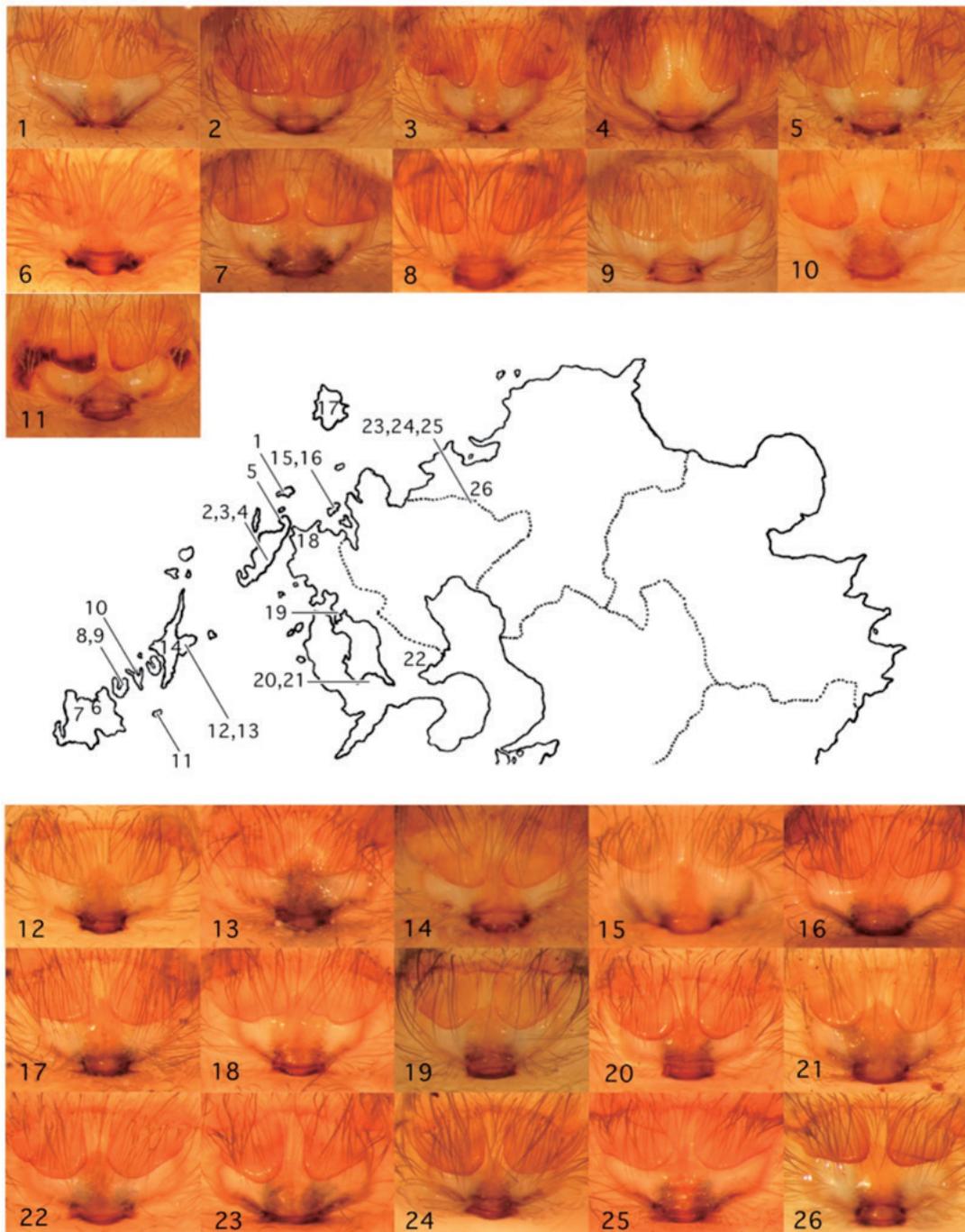


図 14. カタチガイヤチグモ外雌器変異

1. 的山大島平ノ辻; 2, 3, 4. 平戸島京崎; 5. 平戸島田ノ浦; 6. 福江島岐宿町; 7. 福江島父ヶ岳; 8, 9. 久賀島細石流; 10. 奈留島泊; 11. 椏島首ノ浦; 12, 13. 中通島遠見番岳; 14. 中通島大瀬良; 15, 16. 鷹島船唐津; 17. 壱岐島岳ノ辻; 18. 平戸市田平町本山; 19. 佐世保市針尾島虚空蔵山; 20, 21. 西彼杵郡長与琴ノ尾岳; 22. 諫早市白木峰町; 23, 24, 25. 佐賀市三瀬村; 26. 福岡市油山

と同所的に出現することもある。本種の変異は雄触肢に関しては離島の個体群も含めて皆無と言っても良いほどである(図 13)。しかし雌では外雌器突起の形状と位置(離れ

具合)が多様化する(図 14)。また本種では他の多くの種と異なり、変異が生息地域ごとに一定の傾向を示すわけではなく、同じ地域の個体群内でも複数のパターンを示す個

体変異として生じる。顕著な例は図 14-2-14-4 に挙げた長崎県平戸島京崎地区で採集された 3 個体である。外雌器突起の形状や離れ具合を見ると 2 は本種で通常見られる三角形に近い形状であるが、3 では突起の下縁部中央付近が窪んだ形状となっている。また 4 では左右の突起が著しく離れて位置しており、2, 3 との差が明瞭である。この 3 個体は同じ公園内の互いに数十 m 程度しか離れていない場所で採集され、先に述べたウンゼンヤチグモと同じくこの地域の雄はいずれの雌とも交接する可能性がある。離島の個体群も含めて雄の変異が皆無に近いことも併せて考えると雌の外雌器形態の変異は別種と見なす根拠にはならないことが重ねて示された。

以上のような現象が生じることから一部のヤチグモでは、交接の際の触肢と外雌器の形状双方にはいわゆる「錠と鍵」のような厳密な対応関係がなく、外雌器の形態に交接の可否を決定する役割はないと思われる。さらにサイゴクヤチグモでは外雌器の変異に準じる形で内部生殖器の形状も多様化していることが分かっている（奥村 未発表）。こうした状況に対応している雄の触肢形態にはほぼ変異が見られないことから、本種における雄の触肢は雌側の複雑な変異に問題なく対応が可能といった、マスターキー的な役割を果たしている可能性がある。なお同様の事例はゴトウヤチグモ *Coelotes gotoensis* Okumura 2007 の奈留島、久賀島に生息する個体群でも確認できている。一方でこれと全く逆の現象が生じたのがクロヤチグモやカミガタヤチグモのグループであろう。雌の外雌器及び内部生殖器形態の変化に雄触肢も細かく対応した結果、雌雄ともに複雑な地理変異を生じるといった、いわゆる共進化が起こったと見なされる。

一般的にクモ類では生殖器形態に差がある場合、問題なく別種とみなされることが多いため、生殖器形態変異の状況を同種内での現象として扱った上で詳細に議論し公表した研究はほとんどない。そのため上記の記述は現段階ではあくまでも可能性の一つであり、今後は異所的に生息する雌雄間での交接の確認など、本稿で挙げた興味深い現象が生じる証拠をより明確にしていく必要がある。少なくともヤチグモ類は他の多くの分類群とは異なる状況であることを認識しておくべきである。

おわりに

ヤチグモ類の種分化や生息域の状況を生物地理学的に考察した研究はこれまでほとんどなく、国内では琉球列島産の種を対象とした一例のみである（下謝名 2003）。本稿で紹介した種も日本産ヤチグモ類全体のごく一部であり、全国規模で見ると変異や種分化の背景には各地域でそれぞれ異なる状況が存在するのはもちろんである。なお近年ユーラシアに広く分布する本グループの起源はチベット高

原周辺の中国南部域であることが提唱された（Zhao & Li 2017）。ヤチグモ類の系統分類を考える上では形態学のみでは明らかに情報不足であるし、だからといって遺伝情報に頼りすぎるのも適切ではない。これらを補完する形で生物地理学的な視点を参考にすることが有効であることが、九州における調査研究から判明し、このグループの特殊で興味深い特徴をあらためて実感することができた。現在は分布情報の空白域や離島を中心とした調査を全国的に実施しており、今後は日本産ヤチグモ類のファウナをより詳細にしつつ、信頼性の高い分類体系を構築していきたいと考えている。

謝辞

本稿執筆の元となる研究の遂行にあたり入江照雄氏、井原庸博士には貴重な標本を快く提供していただいた。小野展嗣博士および 2 名の査読者の方には内容面で有益なアドバイスをいただいた。また Andrew Garrison 氏には英文の校閲をしていただいた。ここに感謝申し上げる。

引用文献

- 早田九州男 1985. 第 1 章 郷土と自然史. 森山町郷土誌, 2-98. 森山町郷土誌編集委員会.
- 井原庸 2008. 西日本産ナミハグモ属の分類学的改訂: 生殖器と体サイズの多様性と地理的分化. 125 pp. 京都大学審査学位論文.
- 井原庸 2009. ナミハグモ科. 日本産クモ類, 小野展嗣編, pp. 152-168. 東海大学出版会. 神奈川.
- 今坂正一 1989. 長崎県の甲虫類 - 分化線から見た甲虫相 -. 長崎県の生物, 長崎県生物学会編, pp. 177-184.
- 今坂正一 2006. 雲仙岳の甲虫相. 雲仙岳の生物, 長崎県生物学会編, pp. 101-115. 長崎新聞社.
- 井ノ上幸造 1992. 霧島火山群. 日本の地質 9 九州地方. 日本の地質九州地方編集委員会編, pp. 218-221. 共立出版.
- 入江照雄 1987. 九州のホラヒメグモ類. *J. Speleol. Soc. Japan*, 12: 14-23.
- 貝塚爽平・成瀬洋・太田洋子 1985. 平野と海岸の生い立ち. 日本の自然 4 日本の平野と海岸, pp. 23-183. 岩波書店.
- 加村隆英・入江照雄 2009. ホラヒメグモ科. 日本産クモ類, 小野展嗣編, pp. 345-355. 東海大学出版会. 神奈川.
- 松本徹夫 1992. 長崎地域. 日本の地質 9 九州地方. 日本の地質九州地方編集委員会編: 191-192. 共立出版.
- 森脇広 2001. 鹿児島地溝の火山群. 日本の地形 7 九州・南西諸島. 町田洋・太田陽子・河名俊男・森脇広・長岡信治編: 148-176. 東京大学出版会.
- 波多江信広 1976. 大村湾を中心とする地域の地質構造発達史. 鹿児島大学理学部紀要 (地学・生物学), 9: 21-40.
- Nishikawa, Y. 2009. A new genus and 44 new species of the Family Coelotidae (Arachnida, Araneae) from Japan. 日本産クモ類, 小野展嗣編, pp. 51-70. 東海大学出版会. 神奈川.

- 西山忠男 1992. 中・古生界 長崎帯 長崎変成岩 西彼杵半島. 日本の地質 9 九州地方. 日本の地質九州地方編集委員会編: 41-42. 共立出版.
- Nomura, S. 1999. A taxonomic revision of the Japanese species of the genus *Pselaphogenius* (Col., Staphylinidae, Pselaphinae) Part 1. Species of Western Kyushu. Bull. Nat. Sci. Mus., Ser. A, 25: 259-268.
- Okumura, K. 2013. Seven new species of spiders of the subfamily Coelotinae (Araneae: Agelenidae) from Kyushu, Japan. Species Diversity, 18: 87-97.
- Okumura, K. 2020. Three new genera with taxonomic revisions of the subfamily Coelotinae (Araneae: Agelenidae) from Japan. Acta Arachnol., 69: 77-94.
- Okumura, K., Noine, M. & Ohba, S. 2016. A new synonymy of the species group of *Coelotes unicus* Yaginuma, 1977 with a first description of the male of *Coelotes sanoii* Nishikawa, 2009 (Araneae; Agelenidae) from Shikoku District, Japan. Acta Arachnol., 65: 71-76.
- Okumura, K., Suzuki, Y & Serita, R. 2020. Two new species of spiders of the families Agelenidae and Amaurobiidae from Okinawa Island, Japan. Arachnology, 18: 596-601.
- 小野晃司 1984. 阿蘇火山 1 火砕流堆積物とカルデラ. Urban Kubota, 22: 42-45.
- 小野晃司・松本徹夫・宮久三千年・寺岡易司・神戸信和 1977. 竹田地域の地質. 地域地質研究報告 (5 万分の 1 地質図幅): 156 pp. 地質調査所.
- 小野晃司・渡辺一徳 1985. 阿蘇火山地質図. 地質研究所.
- 下謝名松榮 2003. 琉球列島におけるヤチグモ類の地理的分布と種分化に関する研究. 300 pp., 東北大学審査学位論文.
- 下山正一 1996. 阿蘇 4 火砕流と埋没林 - 巨大火砕流による植生破壊 -. 第四紀露頭集 - 日本のテフラ, 296-296.
- 下山正一 2001a. 筑紫平野と有明海. 日本の地形 7 九州・南西諸島. 町田洋・太田陽子・河名俊男・森脇広・長岡信治編: 86-92. 東京大学出版会.
- 下山正一 2001b. 北九州の海岸地形と筑紫山地. 日本の地形 7 九州・南西諸島. 町田洋・太田陽子・河名俊男・森脇広・長岡信治編: 73-86. 東京大学出版会.
- 下山正一・松本直久・湯村弘志・竹村恵二・岩尾勇四郎・三浦哲彦・陶野郁雄 1994a. 有明海北岸低地の第四系. 九州大学理学部研究報告 (地球惑星科学), 18: 103-129.
- 下山正一・渡辺一徳・西田民雄・原田大介・鶴田浩二・小松讓 1994b. Aso-4 火砕流に焼かれた巨木—佐賀県上峰町で出土した後期更新世樹木群—. 第四紀研究, 33: 108-112.
- 鈴木佑弥・奥村賢一 2020. 静岡県におけるヤチグモ類の記録. Kishidaia, 117: 18-21.
- Tanikawa, A. & Yawata, A. 2013. A new species of the genus *Nesticus* (Araneae: Nesticidae) from Miyagi Prefecture, Japan. Acta Arachnol., 62: 109-110.
- 八木沼健夫. 1972a. 洞窟蜘蛛の分化. 動物分類学会会報, 45: 1-6.
- 八木沼健夫 1973. コホラヒメグモとチビホラヒメグモの再検討. Atypus, 60: 5-6.
- 八木沼健夫 1976. 日本の洞窟産クモの研究 (II). 追手門学院大学文学部紀要, 10: 155-169.
- 八木沼健夫 1979a. 日本のホラヒメグモについて. Atypus, 75: 37-38.
- 八木沼健夫 1979b. A study of the Japanese species of nesticid spiders. Fac. Let. Rev. Otemon Gakuin Univ., 13: 255-287.
- Zhao, Z. & Li, S. 2017. Extinction vs. rapid radiation: the juxtaposed evolutionary histories of coelotine spiders support the eocene-oligocene orogenesis of the Tibetan Plateau. Syst. Biol., 66: 988-1006.

Received December 1, 2020 / Accepted May 18, 2021

[Review] Biogeographical characteristics of coelotine spiders in Kyushu, Japan by Ken-ichi Okumura