
クサガメ日本集団の起源

鈴木 大

819-0395 福岡県福岡市西区元岡744 九州大学大学院比較社会文化研究院環境変動部門生物多様性
講座 九州大学アジア保全生態学センター

The origin of the Japanese population of the Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii*

By Dai SUZUKI

Center for Asian Conservation Ecology, Biosystematics Laboratory, Graduate School of
Social and Cultural Studies, Kyushu University, Motooka, Nishi-ku, Fukuoka City,
Fukuoka Prefecture, 819-0395 Japan

はじめに

日本列島には古くからニホンイシガメ (*Mauremys japonica*) とニホンスッポン (*Pelodiscus sinensis*)、そして本稿で紹介するクサガメ (*M. reevesii* [旧 *Chinemys reevesii*]) の計3種の淡水性カメ類が在来種として生息するとされてきました (例えば中村・上野, 1963や疋田, 2002)。これらのカメ類は本州や四国, 九州, それらの周辺島嶼に生息しています。ニホンイシガメは日本列島に固有であり, その祖先は日本列島の形成が始まった中新世 (約2300万年前から約500万年前) より日本列島に生息しているとされ, 現在では遺伝的に異なる2系統が中国地方の広島県や島根県を境に東西に分かれて分布しています (Suzuki and Hikida, 2011)。また, ニホンスッポンは現在, 日本や中国, ベトナム, 台湾といった東アジア地域に広く生息しています。日本産ニホンスッポンの全てを外来起源と考える研究報告がありますが (Fritz et al. 2010), 大分県や三重県の鮮新世 (約500万年前から約180万年前) の地層より化石記録が報告されているため (平山, 2006), 本種は古くから日本列島に生息する在来種であると考えられます (琉球列島のものは人為分布とされる [Sato and Ota, 1999])。クサガメは日本列島以外にも, 朝鮮半島や中国大陸部, 台湾に見られます。ただし, 台湾本島のものとは人為的に持ち込まれたものであるとされています (Fong and Chen, 2010)。日本以外の地域では絶滅が危惧されていますが, 日本国内では比較的個体数が安定しています。

クサガメは日本の在来種であると古くから考えられてきました。しかしながら, いくつかの研究報告によってクサガメ日本列島集団の在来性が疑われています。すなわち, 日本に生息するクサガメは外来種ではないか, ということです。例えば, 化石研究によると, 他のカメ類では現生種やそれらに近縁であるとされる化石種が数多く報告されているのに対し, クサガメおよびクサガメに近縁とされるような化石記録は今のところ報告されていません。ちなみに, クサガメに近縁な現生種で中国南東部やベトナム北部に生息するカントクサガメ (*M. nigricans*) の化石は上述の大分県の鮮新世の地層より発見されています (平山, 2006)。また, 遺跡調査では, 愛知県下の縄文時代や弥生時代の遺跡から数多くのニホンイシガメが出土されています (矢部, 2003)。クサガメも1個体が確認されているのですが, これは攪乱層から得られたものであったため, その遺跡の時代のものでなく, 現代のものが紛れ込んだ可能性が高いと考えられます (伊川津/伊川津遺跡発掘調査団, 1988)。疋田・鈴木 (2010) は文献調査を行い, 日本におけるクサガメの最古の記録ならびにそれ以降の分布記録を調べました。その結果, 最も古い記録は小野蘭山によって記された本草綱目啓蒙 (小野, 1803–1806 [カメ類の記述は1805年に発行された巻に掲載]) の中での記述であり, 分布記録は九州北部の現在の福岡県周辺域とされていました。その最古の記録からおよそ100年後の宍戸

(1899)やStejneger(1907)によると、クサガメは西日本(大阪から中国地方)に分布が限られるとされています。このような文献記録や上述の化石や遺跡の記録、さらには日本のクサガメは朝鮮半島のものと形態が似ているという報告があることから(安川, 2007), 疋田・鈴木(2010)はクサガメ日本列島集団は18世紀末に朝鮮半島より九州へ持ち込まれた外来種であろうと結論づけています。一方で、千葉県のカサガメ集団は他県の集団に比べ小型であることなどの形態的特徴が中国大陸部のものと似ているという報告や(矢部, 2009), ペット用として中国産クサガメが出回っているという背景から(青木, 1990), クサガメ日本列島集団の一部が中国大陸のものに由来するのではないのかとも指摘されています。

そこで、著者らのグループは遺伝的変異に基づいてクサガメ日本列島集団の起源に関する論文を発表致しましたので、ここで簡単に紹介させていただきます。遺伝子による解析は、形態形質では検出が出来ないような非常に小さな違いを検出することが可能であるため、今回のクサガメのように近隣の他地域に在来のもものが生息している生物の在来性または外来性を確かめる上で非常に有効な手法であるとされています。なお、本稿はSuzuki et al. (2011)の内容に基づくものです。

研究紹介

日本列島の19地点から採集された132個体および韓国の1個体、台湾の1個体のクサガメからDNAを抽出し、ミトコンドリア遺伝子(チトクロームb遺伝子とコントロール領域)の計1844塩基の遺伝子配列を決定しました。また、国外のサンプルの入手が困難であったため、データバンクに登録されている中国大陸産の2個体から得られた塩基配列(チトクロームb遺伝子1008塩基)と台湾で流通していた中国大陸部由来と思われるクサガメの4個体分の甲羅から得られた塩基配列(チトクロームb遺伝子340塩基)のデータも解析に加えました。

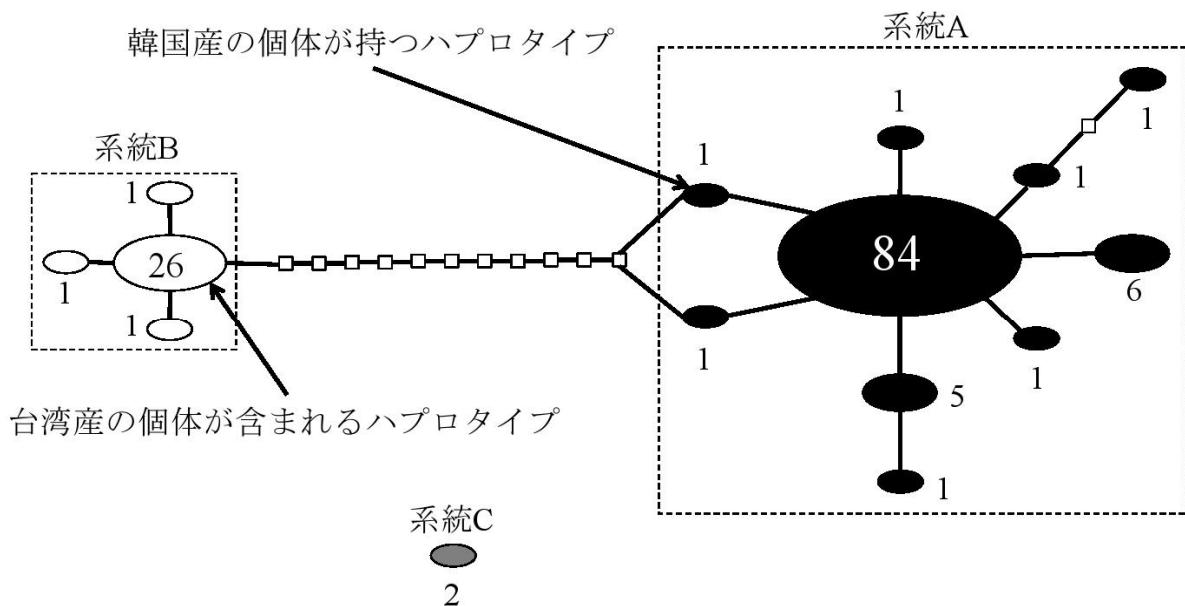


図1. ネットワーク樹. 楕円のシンボルはハプロタイプを示し、数字はそのハプロタイプにおける個体数を表す。小さい四角のシンボルは検出されなかったハプロタイプを示し、ハプロタイプ間のバーは1塩基置換に相当する。系統Cは他の系統と遺伝的に離れていたため、このネットワーク樹上での位置は不明。Suzuki et al. (2011)を一部改変。

著者らが塩基配列を決定した134匹からは15のハプロタイプ(遺伝子型)が得られ、それらのネットワーク樹を作成すると大きく3つのグループに分かれることがわかりました(図1)。それぞれを系統A, B, Cとします。各系統は遺伝的に大きく異なっており、少なくとも系統AB間では12塩基、系統AC間および系統BC間では28塩基異なっていることがわかりました。

系統Aは最も多くの個体数からなるグループで、日本列島集団102個体と韓国の1個体を含みました。この韓国の個体は固有のハプロタイプ持っていましたが、系統Aの中でも特に頻度の高いハプロタイプとコントロール領域での1塩基のみの違いでしかなく、チトクロームb遺伝子の塩基配列は同一でした。日本列島集団における系統Aの特徴をみると、上述の頻度の高いハプロタイプは84個体から構成され(日本列島集団の系統Aの全ての個体数の約82%に相当)、全体的に変異が非常に少なく、遺伝的多様性が低いことがわかりました。

続いて、系統Bは日本列島集団の28個体と台湾の1個体から構成され、4つのハプロタイプが検出されましたが、そのうちの3ハプロタイプは全て1個体から構成されていました。したがって、日本列島集団における系統Bも単一のハプロタイプがほとんどを占める(約89%)、遺伝的多様性がかなり低いグループであることがわかりました。台湾の個体は系統Bにおける最も頻度の高いハプロタイプであり、さらには1個体を除いた系統Bの全ての個体のチトクロームb遺伝子の塩基配列はデータベースから得られた中国大陸産クサガメと完全に一致することも明らかになりました(詳しくはSuzuki et al. 2011を参照)。

最後の系統Cは2個体から得られた同一のハプロタイプからなり、系統AやBとは遺伝的に大きく異なっていました。もちろん、系統Cは1つのハプロタイプしか確認出来なかったため、系統内での遺伝的変異はありません。この系統は台湾で商業流通しているクサガメの甲羅から得られた塩基配列の一つに近縁であることがわかりました(詳しくはSuzuki et al. 2011を参照)。中国や台湾といった中華圏ではカメは食用としての利用だけでなく、その甲羅をいわゆる漢方薬の材料として古くから伝統的に利用しています。ちなみに、このような中華圏での利用が世界的な、特にアジア地域におけるカメ類の減少の一因であるとされています。台湾本島にはクサガメが自然分布しない点や台湾は中国から大量にこれらカメ類の甲羅を輸入している点を踏まえると(Chen et al. 2009)、系統Cに近縁であったクサガメの甲羅は中国大陸産のクサガメに由来するものであろうと考えられます。

以上のネットワーク樹の解析結果より、クサガメ日本列島集団には遺伝的に異なる3系統が存在するが、それぞれの系統が持つ塩基配列は国外のクサガメのものと完全に、またはほぼ一致することが明らかとなりました。各系統における国外クサガメとの差異を数値で示すと0~0.29%となります(この数値を遺伝距離と呼び、総塩基配列数におけるハプロタイプ間の異なる塩基の数の割合で示される。例えば、系統Aの最頻度ハプロタイプと韓国産クサガメでは1844塩基配列のうち1塩基が異なっていたことから、 $1 \div 1844$ と計算し、両ハプロタイプ間の遺伝距離は約0.05%となる)。これは、言い換えると、各系統内におけるクサガメ日本列島集団と国外集団の塩基配列は99.71~100%が同じであることを意味しています。ヘビ類の一種で、クサガメと似たような分布域を持つヤマカガシ(*Rhabdophis tigrinus*)では、日本列島集団と国外集団(大陸東部や台湾)との遺伝距離は5.39~8.32%(チトクロームb遺伝子の990塩基配列)と報告されています(Takeuchi et al. 2012)。分類群が異なるので単純に比較することは難しいですが、ヤマカガシに比べクサガメの日本列島集団と国外集団間との遺伝距離は極めて小さいことがわかります。また、Suzuki and Hikida (2011)によるニホンイシガメの系統地理研究では、本稿のクサガメと同じ遺伝子のほぼ同長

の塩基配列数を用いてニホンイシガメの遺伝的変異を調べており、日本各地から得られた238個体から計34のハプロタイプを検出しています。このニホンイシガメの研究では本稿のクサガメの研究よりも用いた個体数が多いものの、ニホンイシガメに比べるとクサガメ日本列島集団のハプロタイプ数は少ないと言えます。さらに、ニホンイシガメには遺伝的に異なる2系統が見られ、それら2系統内に比較的頻度が高いハプロタイプがそれぞれ存在はしたものの、それら以外のハプロタイプを持つ個体数もクサガメのものと同程度と数多く存在しました。したがって、ニホンイシガメに比べ、クサガメ日本列島集団の各系統内の遺伝的多様度は低いと言えます。

続いて、これら3系統の日本列島における地理的分布を図2に示します。系統Aは千葉県東部の1地点を除き、全ての地点で確認されました。特に本州西部と四国ではこの系統Aだけが見られます。系統Bは東日本と九州(熊本県)で見られ、東西に二分されるような形で分布していました。系統Cは石川県のみで見られ、この地点では3系統全てが混在していました。

特筆すべき点として、系統Aで最も頻度の高いハプロタイプは系統Aが分布する全ての地点から、同じく系統Bの頻度の高いハプロタイプも系統Bが見られる全ての地点から確認されました。単一のハプロタイプが広範囲で見られる場合、それらの地域内において遺伝的な交流が起きていることか、または急速な分布域の拡大を意味しているとされます。今回のクサガメの場合、系統Aの最頻度ハプロタイプはほぼ全ての地点で確認されましたが、カメ類の行動圏から察するに、この結果が全国的に頻繁な遺伝的交流が生

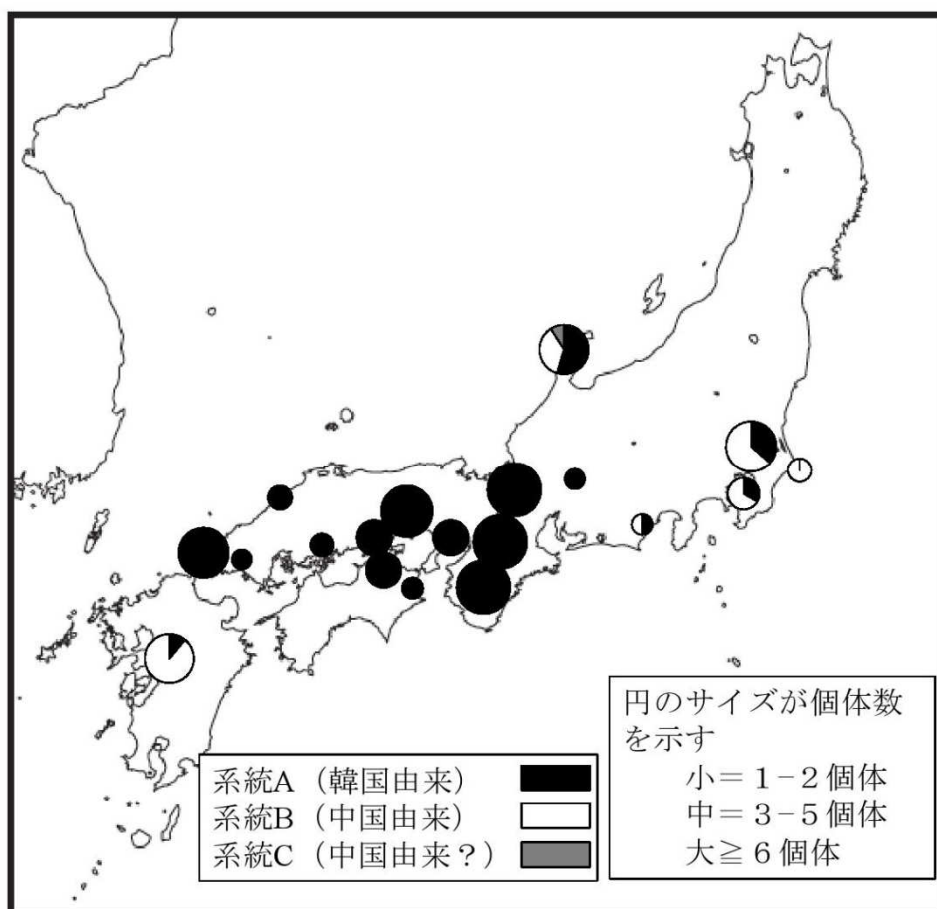


図2. 日本列島におけるクサガメの3系統の地理的分布図. Suzuki et al. (2011)を一部改変.

じていることを意味する可能性は低いでしょう。さらには、系統Bの最頻度ハプロタイプの分布は東日本と熊本県と分断されており、系統Aのみが確認されている本州西部を全く通らずに両地域間で遺伝的な交流があるとは思えません。したがって、今回の結果は、後者の急速な分布拡大を示したものである可能性が高いでしょう。

本稿の冒頭でも紹介した疋田・鈴木 (2010) では、クサガメ日本列島集団は18世紀末に朝鮮半島から人為的に持ち込まれたものが起源とされ、分布域を徐々に東へ広げながら、19世紀には西日本にまで侵入していったとしています。そして、その分布パターンは今回の解析によって示された、韓国産クサガメと遺伝的に極めて近縁であった系統Aの地理的分布とよく似ています。同じく、形態形質が中国大陸産クサガメと似ていると報告されている千葉県集団では(矢部, 2009)、多くの個体が中国大陸や台湾のクサガメが含まれた系統Bに属していました。

以上の遺伝子解析や各遺伝系統の分布パターンの結果から考えると、先行研究によって指摘されてきた通り、日本のクサガメは在来ではなく、複数の地域から人為的に持ち込まれた外来種であると考えられます。系統Aは江戸時代に朝鮮半島から九州北部へ持ち込まれたクサガメに由来し、後に分布を徐々に東へと広げていき、一方の系統Bは中国大陸内で遺伝的な交流を持つ集団に由来し、東日本と九州へそれぞれ独立に持ち込まれ、定着したのでしょう。そして系統Cは、系統Bとは遺伝的に異なった中国大陸の集団が起源であろうと推定されます。

おわりに

近年、元々はその地域におらず、人の活動によって他の地域から持ち込まれた外来種が在来生物相を脅かす存在として世界的な問題になっております。日本においても、2005年6月より特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律(通称:外来生物法)が施行され、外来生物による被害を防ぐために様々な規制が行われています。例えば、爬虫類ではカミツキガメ(*Chelydra serpentina*)やグリーンアノール(*Anolis carolinensis*)等が特定外来生物に指定され、無許可の飼育や保管、運搬、野外への遺棄(ただし野外への遺棄は外来生物に限ったものではない)等が禁じられています。この法律では、海外から入ってきた生物に焦点を絞り、人間の移動や物流が盛んになり始めた明治時代以降に導入された生物を中心に対応する、とあります。時々、この外来生物法における対象生物の侵入時期の指定が「明治時代以降」と記されていることから、クサガメ日本列島集団は外来起源ではあるが江戸時代には日本に生息していたため外来種とは呼ぶべきではない、と言われる方がおられます。しかし、そのような解釈は間違っており、現行の外来生物法では明治時代より前に定着した生物を対象とすることが困難であるかもしれないが、「外来種」という言葉の意味や定義を変えることはありません。

外来種としてのクサガメによる在来生物相への影響を考えた場合、最も被害を受けていると考えられる生物の一つとしてニホンイシガメが挙げられます。両種は異種でありながら交雑することが知られ、その交雑個体は正常に発生し、さらには繁殖能力を持つことがわかっています(鈴木ら、現在投稿中のデータより)。また、両種は同所的にも見られることから、餌や住处といった資源を奪い合っているとも考えられます。ニホンイシガメは2012年の環境省発表のレッドリストでは準絶滅危惧種に指定されており、このクサガメの存在がニホンイシガメの減少の一因となっている可能性があります。そうすると、他の外来生物で行われ

ているように、クサガメの防除が必要であろうとも言えます。一方で、クサガメは長い間在来種であると考えられてきました。そして日本各地において馴染みが深い生き物であり、また様々な地域において保護活動の対象の生物として扱われてきました。そのため、クサガメを保護の対象から外すことだけでなく、ましてや全く逆である防除の対象となるかもしれないということを受け入れるのには心情的にも困難であろうと思われます。また、クサガメ日本列島集団において遺伝的に異なる3系統が確認されましたが、2つ以上の系統が同所的に分布している地点も多いことから、それらの地域内では遺伝的交流が生じており、現在の個体は定着した時のものとは遺伝的に大きく異なっている可能性が高いでしょう。クサガメの絶滅を防ぐために、将来的に日本のクサガメを絶滅が危惧される大陸部へ再移植することがあるかもしれませんが、その際は移植個体と導入先の集団との遺伝的な特性とをしっかりと確認した上で行うべきです。今後は日本列島集団だけでなく自然分布している大陸集団での調査や、日本でのクサガメの取り扱いおよび日本固有種ニホンシガメの保全に対する更なる議論が必要になると考えられます。

謝辞

共同研究者である疋田努教授(京都大学)、太田英利教授(兵庫県立大学)、呉弘植教授(济州国立大学)には大変お世話になりました。末筆ながら各氏にお礼を申し上げます。また、本研究および本稿の一部は、文部科学省の京都大学グローバルCOEプログラム(A06 [生物の多様性と進化研究のための拠点形成-ゲノムから生態系まで])および九州大学・東京大学グローバルCOEプログラム(K07 [自然共生社会を拓くアジア保全生態学])の支援を受けて行われた。

引用文献

- 青木良輔. 1990. 日本の淡水ガメ. 日本の生物 4:60-65.
- Chen, T.-H., Chang, H.-C., and Lue, K.-Y. 2009. Unregulated trade in turtle shells for Chinese traditional medicine in east and southeast Asia: the case of Taiwan. *Chelonian Conservation and Biology* 8:11-18.
- Fong, J. J. and Chen, T.-H. 2010. DNA evidence for the hybridization of wild turtles in Taiwan possible genetic pollution from trade animals. *Conservation Genetics* 11: 2061-2066.
- Fritz, U. Gong, S. Auer, M. Kuchling, G. Schneeweiß, N. and Hundsdörfer, A. K. 2010. The world's economically most important chelonians represent a diverse species complex (Testudines: Trionychidae: Pelodiscus). *Organisms Diversity and Evolution* 10: 227-242.
- 疋田努. 2002. 爬虫類の進化. 東京大学出版会, 東京, 234pp.
- 疋田努・鈴木大. 2010. 江戸本草書から推定される日本産クサガメの移入. *爬虫両棲類学会報* 2010:31-36.
- 平山廉. 2006. 日本産化石カメ類研究の概要. *化石*80: 47-59.
- 伊川津／伊川津遺跡発掘調査団. 1988. 渥美町埋蔵文化財調査報告書4. 伊川津遺跡(本文編)渥美町教育委員会.
- 中村健児・上野俊一. 1963. 原色日本両生爬虫類図鑑. 保育社, 大阪, 214 pp.

- 小野蘭山. 1803-1806. 本草綱目啓蒙. 小野蘭山口授; 岡邨春益録; 小野職孝士徳録(1991-1992. 東洋文庫, 平凡社)
- Sato, H. and Ota, H. 1999. False biogeography pattern derived from artificial animal transportations: a case of the softshelled turtle, *Pelodiscus sinensis*, in the Ryukyu Archipelago, Japan. In: Ota H. (Ed.). Tropical Island Herpetofuna: Origin, Current Diversity, and Conservation. Amsterdam: Elsevier, pp. 317–334.
- 矢部一郎. 1899. 日本産亀鼈類. 動物学雑誌 97:257-278.
- Stejneger, L. 1907. Herpetology of Japan and adjacent territory. Bull. U.S. Natl. Mus. 58: I –xx+1–577.
- Suzuki, D. and Hikida, T. 2011. Mitochondrial phylogeography of the Japanese pond turtle, *Mauremys japonica* (Testudines, Geoemydidae). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 49: 141–147.
- Suzuki, D. Ota, H. Oh, H.-S. and Hikida, T. 2011. Origin of Japanese populations of Reeves' pond turtle, *Mauremys reevesii* (Reptilia: Geoemydidae), as inferred by a molecular approach. Chelonian Conservation and Biology 10: 237–249.
- Takeuchi, H., Ota, H., Oh, H.-S., and Hikida, T. 2012. Extensive genetic divergence in the East Asian natricine snake, *Rhabdophis tigrinus* (Serpentes: Colubridae), with special reference to prominent geographical differentiation of the mitochondrial cytochrome b gene in the Japanese populations. Biological Journal of the Linnean Society. 105:395–408.
- 矢部隆. 2003. 爬虫両生類民俗学遺跡から出土するカメたちは何を語ってくれるのか? ハ・ペト・ロジー 1:148-151.
- 矢部隆. 2009. クサガメ *Chinemys reevesii* における黒化現象. 爬虫両棲類学会報2009:187–190.
- 安川雄一郎. 2007. イシガメ属とその近縁属の分類と自然史後編. クリーパー(40):11–21, 30–67.

