現世動物の分布から見た日本列島とアジア大陸との関係

上 野 益 三*

Zoological Indication to the Problem concerning the Past Land Connections between the Asiatic Continent and the Japanese Islands

Masuzo UENO

The past land connections are discussed in comparing with a number of closely related surviving species of animals in both the Continent and the Japanese Islands. The data used consist of animals whose species were precisely studied taxonomically with the development of their subspecies. Their distribution areas, ecology and habits are also taken into account as far as possible. The taxonomic and zoogeographical material obtained by such a method may offer certain evidences to suggest the land connections, through which the surviving species of animals, or their ancestors, invaded the Japanese Islands from abroad.

私に課せられました題は、“現世の動物の分布”を基にして、大陸と日本列島との接続を論ずることでもあります。これは、しかし、容易にできることではありません。従来同じ題目で論述を試みた動物地理学者が決して少なかったわけではありませんが、それらはいずれも大陸と日本列島とがいつの時に接続していたという前提の上に立つております。私が持っている知識も概ねその類でありまして、そのような予備知識にできるだけ触れることを避けながら、現世の動物の地理的分布だけから、大陸と日本列島とが接続していたと見なければならぬことを立証させようとするのが、このシンポジウム立案者の意図であろうと推測いたします。私は私に与えられた主題にできるだけ添うように、これから論述を試みるつもりであります。それには独断に陥る恐れがないとは決して申せませんし、生物学では常識となつていことでも、専門を異にする方々のご同意を得られるとは限りません。これらにつきましまして、後刻十分のご批判を仰ぎたいのであります。

さて、現世の動物の地理的分布を基にして、日本列島と大陸との接続問題に考察を加えようとするときに、まず第一に乗上げる暗礁は、彼我の動物相 (fauna) についての知識の精度が、種々の動物について大きいちがひがあるということです。阿方の地域で同じ程度によくわかっている動物群は、そう多くはないのであります。第二に大

* 京都大学教養部。Kyoto Univ., College of Arts & Sci.

陸と日本列島との動物の種あるいは亜種の分類学的認識が、どの動物群についても果して妥当であるか否かということであります。これが確実でないと、いくら比較論議を試みても砂上の楼閣にも等しいといわなければなりません。第三にいわゆる動物地理区なるものが、あらゆる動物群に対して明確妥当なものを設定することが不可能だということであります。動物地理学者が標準として選ぶ動物群のちがひによつて、ちがつた境界線が設定せられ、ユニバーサルな地理区は求むべくもないという困難に逢着するのです。しかし、1880年（明治13年）、英人 Thomas Wright Blakiston が、鳥類の研究に基いて、津軽海峡を動物学的境界線（“Zoological line of demarcation”）として指摘して以来、わが研究者によるこの方面の貢献は著しく、日本列島と大陸との動物地理学的関係は、各種の動物群について、あるいは明確に、あるいはある程度明確になつてゐることは、諸君が既にご承知の通りであります。しかし、さきに指摘しましたように、分類学上の属種あるいは亜種等の認識が変更せられ、あるいは新らしい産地が記録せられることなどによつて、分布境界線の実用価値は浮動してやまないのであります。何某の属種が某地で採集されたということは確実であつても、他の某地には全くいないという確証は何もありません。しかし、それを神経質に考えていては何もできない。今、私は比較的綿密に研究されたと思われる動物群のいくつかを材料として、本題を進めることにいたします。

まず、わが日本列島の現世の動物相を見ますと、その構成メンバーは殆んどが、というよりは全部が外来性だと見るほかはないのであります。今この仮定で話を進めますと、彼らの日本列島への到着と、それにつづく土着とを証すべき証拠は何もありませんし、その移住の経路も明かではありません。これらの点を察知するには、それらの動物の現在の地理的分布を明確にする以外に方法はないのであります。その実際問題としては、それぞれの種について、各種の事実をしらべ、データを積上げてくゆほかはありません。まず、第一に、その種の大きさ、すなわち、単一亜種をもつみの種（monotypic）か、多くの亜種をもった種（polytypic）かということ、第二にその分布範囲、ならびに第三に生態習性などといった生活上の事実を知ることです。昆虫などでは、彼らの食物となる植物の分布をも併せて考慮しなければなりません。ところが、今申しました分類、分布、生態という三方面の材料は、現在の知識では、どの種についても中々揃わないのです。しかし、そのうちのどれか一つの知識だけでも、それが正確であれば時には有力な材料となり得ます。現状ではたいていこの程度で満足していますのです。もし、それらの三点（分類、分布、生態）が同一の結果を支持するならば、それが最も有力な論拠となることは申すまでもありません。

次に、日本列島の動物相の多様性であります。動物地理学者はわが動物相は、あるいは北方系、あるいは南方系と、種々の分布系統の要素の混合からなるといい、さきに申

述べました分布境界線の問題もこれと関連して発生し論ぜられてきたのであります。この事実は、日本列島の地理的位置からして、現世および過去におけるこの列島の各部分における生物の生活環境のちがいが、比較的広範囲にわたっていることの結果と見られましょう。さきに申しましたように、わが動物相が種々の要素の混合によつて成立しているという事実は、現存の日本産動物の大部分が大陸から移住した、との仮定の上に立たなければ、説明し難いのであります。そこで、日本列島が過去において大陸と接続していたとの仮定の上に立つて見ると、その接続が温暖から寒冷に到るあらゆる気候状態の間つづいたであろうことを、現存の日本産動物の分布状態が示唆しています。植物とともに大陸から移住して日本に到着しました動物の多くは、到着後馴れない土地で不適当な時期を乗り切れなくて死滅したものが極めて多かつたでしょう。しかし、そのうちのあつたものは、その生活に好都合な生活環境の地域を求めて次第に適応し、悠久な歳月の経過とともに、現在の日本動物相を形成することになつたと考えられます。その到着の時期、経路ならびに土着などを確証する材料は何もないことは、既に申述べた通りであります。分布の現状にはそれを示唆する若干の事実があります。次にそれらの例を申述べます。

本州中部地方の高山帯にタカネヒカゲ *Oeneis asamana*、北海道大雪山の高山帯にダイセツタカネヒカゲ *Oeneis daisetsuzana* という小形の高山蝶がおります。どちらも個体数が極めて少なく稀種に属します。タカネヒカゲの食草はヒメスゲ、イワスゲなどのカヤツリグサ科の高山植物だと知られております。朝鮮、満洲からアムール地方、シベリアにわたつて、これら両種によく似たアムールタカネヒカゲ *Oeneis jutta jutta* が分布していますが、わが両種はこれとは全く別の種であります。大陸にはアムールタカネヒカゲの他にも、*Oeneis*の種が二三知られておりますが、わが阿高山蝶がいずれもそれらと異なることは、かなり古い時代（氷期中または氷期前）に日本列島の居住者となり、局限された地域にのみ土着種化したことを示唆するものであります。10,000年前後の時間の経過では亜種から種に進むには短かすぎると思われ、少なくとも氷期かそれよりも古くに移住したものでありましょう。しかも、個体数が少ない珍稀蝶であることは、生活に不適当な時代を生きぬいた個体群（population）なることを示すものであります。ただ、タカネヒカゲがいわゆる日本北アルプスの飛弾山脈高山帯の特産種なのは首肯できますが、八ヶ岳のような火山頂に産することについては私には今その満足な説明ができません。種小名となつている浅間山についても同様であります。ダイセツタカネヒカゲと同じ大雪山の高山帯に、ウスバキチョウ *Parnassius eversmanni daisetsuzana* というアゲハチョウ科の稀蝶が産しますが、その原種なる *P. eversmanni* はアムール、北満等から環北極地方に分布しております。その食草はケシ科のコマクサであります。ウスバキチョウは亜種の段階にとどまつておりますが、さきのタカネヒカゲと同様に、大

陸との古い関係を示す例にあげられましょう。富士山にはこのような高山蝶は全く発見されないことも、彼らの分布の由来を示唆するものであります。つまり富士山の生物相成立以前にこれらの昆虫の原種が日本に到着し、気候の変遷に伴つて高山帯にその分布圏を圧縮されたと想像させるからであります。

第三に、大陸の動物の何パーセントが日本列島に産するか、あるいは日本列島の動物の何パーセントが大陸のものかがわかれば、大変都合なのであります。特別な動物群を除いて、この仕事は不可能に近いのであります。ヨーロッパのように、動物の種数も少なく、各国の動物学者が競つて研究した地方では、例えば、日本と同じような大陸との関係におかれているイギリス各島の動物相と、ヨーロッパ大陸の動物相との関係を知ることは比較的容易であり、両者の接続問題も現世の動物分布に基いて指摘し得る域に達しているのであります。私は今これと同様の試みを日本列島全体について行い得ないのを遺憾なものと存じます。現在では哺乳類、鳥類、鱗翅類特に蝶、あるいは若干種の淡水魚等を材料とするほかはない実状であります。特に分類学的材料をよりどころとしようとするれば、ただ今あげましたような地方的品種を生ずる傾きの濃厚な種、いいかえれば polytypic の種の動物群を用いるのが有効と存じます。

例として、徳田御稔博士が研究されましたネズミについてみましょう。アジア北辺の森林地帯に主として生活しているヤチネズミ属 *Clethrionomys* があります。そのうちの大陸から樺太にかけての分布種は、タイリクヤチネズミ *C. rufocanus* ならびにアカヤチネズミ *C. rutilus* であります。ところが、北海道ではエゾヤチネズミ *C. rufocanus bedfordiae* およびミカドネズミ *C. rutilus mikado* の両亜種に化し、さらに本州ではタイリクヤチネズミ系 (*rufocanus*) はヤチネズミ *Clathrionomys andersoni* に、アカネズミ系 (*rutilus*) にスミスネズミ *C. smithii* なる種の段階に達しているのであります。また、同じく大陸から樺太に分布しているアジアアカネズミ *Apodemus ainu peninsulae* は、北海道では別の亜種エゾアカネズミ *A. ainu ainu* となり、本州、四国、九州ではヤチネズミの場合と同様に、独立の別種アカネズミ *A. speciosus* となっています。ちょうど、大陸や樺太のアカグマ *Ursus arctos* が、北海道ではその亜種ヒグマ *U. arctos yezoensis* に、本州では別種ツキノワグマ *U. japonicus* となつていような具合であります。

ある一つの種に属するある個体群 (population) は、その種に属する他の個体群とは独立に亜種を形成し、それはさらに独立の種に進むものであります。彼らはその同一種の他の個体群との交雑から隔離されていて、はじめてそのような結果を来たします。この隔離が海陸の比較水準面の過去の変動によるものなるときは、はじめ引きつづいて分布していた個体群を小単位の個体群に分つことが起ります。さきにあげました本州のアカネズミ *Apodemus speciosus* が、佐渡、隠岐、対馬、あるいは伊豆大島等でそれぞ

れ特有の亜種に分化していることは、主としてこのような地理的な隔離の例であります。ところが、このような隔離が気候の変化ならびにそれに伴う植生の変化によつてもまた小個体群に分たれる場合が起ります。これは主として生態的な隔離といえましょう。欧亜大陸に広く分布しているギンボシヒョウモンという蝶は、大陸では *Mesoacidalia charlotta charlotta* で、スミレ科の植物をその食物としています。ところが、日本列島では、本州の近畿以北に分布する亜種 *M. charlotta fortuna* と、北海道の亜種 *M. charlotta basalis* とに分化し、しかもその食草はタデ科のクリンユキフデで、大陸の原種 (*M. c. c.*) のように、スミレを食うことはまだ確認されていないのであります。ついでに、なおヒョウモンチョウの二三の例をあげますと、大陸のギンボシヒョウモンのようにスミレを食草とする欧亜大陸産のウラギンスジヒョウモン *Argyronome laodice laodice* は、北海道から九州にわたつて *A. laodice japonica* と分化しています。また、鮮満アムール等の東亜産オオウラギンスジヒョウモン *Argyronome ruslana ruslana* は、北海道、本州および九州では *A. ruslana lysippe* として分布しております。これらはいずれも大陸と日本列島との接続を示唆するデータとなるものと思います。

動物の種の中には、日本列島全体にわたつて単一の亜種で代表されるものがあります。さきにあげましたオオウラギンスジヒョウモン *Argyronome ruslana lysippe* はその一例で、日本列島特有の亜種と見られ、鮮満等の大陸部に分布しているのは別の亜種 *A. ruslana ruslana* すなわち原種なのであります。このように原種と異なる亜種が日本列島に特有であることは、彼が比較的古い時代からの居住者なることを示すものであります。ところが、モンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* のように、日本列島に広く分布して極めて普通であると同時に、樺太にも、あるいは近接大陸の朝鮮、満洲、北中部中国にも同一亜種がいる場合は、比較的新らしい時代の移住者と見ることができます。すなわち、大陸で亜種化してから日本列島にひろがつたと見做し得るものであります。もつともモンシロチョウは気候の変化に対する適応性が強く、アブラナ科の植物に伴つて人為的にもひろがるから、過去の陸地の接続を想定しなくても、有史以後の彼我の交通に伴つて渡来した可能性をも考えられます。それはとにかく、モンシロチョウのように、その分布がすこぶる広範囲にわたるか、どこにも多少とも見られて、いわゆる連続的な分布を示すものは、現在の生活環境がその種に好適なことを示すものであります。それゆえ、その種は比較的新らしい時代に到着したものか、その分布区域の環境状態が古くから著しく変化していないことを示すものであります。日本列島はこの後の方の条件にはあてはまらぬ点が多いので、比較的新らしい時代に大陸から移住したと見るほかはないわけであります。その時代がいつかはわかりませんが、日本列島と大陸との接続の復原に役立つ材料の一つと存じます。しかし、さきにも申上げた通り人為的にも分布し得る可能性をもつた種であるから、必ずしも大陸との接続を想定しなくても、史前ま

たは歴史時代をも考え得るので必ずしも適切な材料でないかも知れません。現に北米大陸に侵入してひろがつている事実があります。

次に大陸の種が日本列島で二あるいは二以上の亜種にわかれている場合を見ましょう。この場合、ある一つの種内のすべての亜種が日本列島に特有であるとき、彼らは互に隔離された二あるいは二以上の個体群を示し、他の個体群から長期にわたって隔離されていたものなることが想像されます。淡水魚のフナ *Carassius auratus* は欧亚大陸に広く分布し、本邦産のフナもまた *Carassius auratus* 一種だとの見解が従来慣習となっております。しかし、満洲にはアムールフナ *C. auratus gibelio* なるものが認識せられ、日本列島でも、源五郎フナ、平フナ（銀フナ）ならびに丸フナ（金フナ）なる三品種が明確に識別せられ、彼らは互に形態上からも習性生態も異なるものであります。この三品種はいずれもわが国の陸水に特有でありまして、魚学者は地方品種（geographical races）と認めているようであります。私見では亜種の段階に分化しているものと見て差支えがないと思われます。果してそうであるならば、北海道から九州に到る日本列島産のフナは、かなり古い時代（第四紀以前か）の移住者と見るべきでありましょう。そして、*Carassius auratus* なる種内で、東亜大陸では *C. a. gibelio* に、日本列島では三亜種に化したと見るべきでありましょう。三亜種の中でも、源五郎フナは琵琶湖に特有であることは、第四紀以前の古い時代の大陸との接続を示唆するものといえましょう。この意味で、古く Temminck および Schlegel (1842) が von Siebold の “Fuana Japonica” の魚類の部で、邦産のフナを *Carassius langendorffii* (ギンフナ)、*C. burgeri*、*C. cuvieri* (ゲンゴロウフナ)、ならびに *C. grandoculis* の四種に分つたことは、種としての認識の可否は別として、これまで申述べた私の見方からすれば、ある程度有意義な見解といえましょう。もし、今申述べました一つの種内の二つ以上の亜種のうち、その一つが日本に特有で、他のものが特有でないならば、特有の方がより古い時代の移住者であり、もう一つの方はより新しい時代の移住者だといえ得ましょう。フナの場合の三亜種はいずれも本邦特有で、この考えに当てはまりませんから、古い大陸との接続時代に日本にひろがったと見るべきものです。ただし、源五郎フナ、ギンフナおよびキンフナの原種が一度限り移動して来たものに由来するとはいいい切れないのでありまして、源五郎フナ以外は第四紀の接続時代を想定すべきかも知れません。亜種から一步を進めて種化に進んだ特有種の場合も、同様の解釈が成り立つと思います。日本列島に大陸産の近縁者とは全く独立の特有種がいる場合は、やはり極めて古い時代の移住者と見做し得るでしょう。これは、しかし、第四紀以前を考えねばならぬことが多いのです。はじめに例としてあげました高山蝶もそれに当るでしょう。

琵琶湖はその成立の時代が古く、洪積世を経過しておりますから、その保有する動物相には氷期前のものが多く、それらは種化または亜種化して琵琶湖特有となつておりま

す。それらは第四紀と直接関係を想察するのに有力な材料であります。琵琶湖に現存する貝類は40種あまりであります。その約半数がこの湖に特有でしかも種の段階に達しているものばかりであります。例えば、ナガタニシ、セタイシジミ、イケチョウガイ、マルドブガイ、ササノハ、タテボシ、オトロタテボシ、セタシガイ、オバエボシなどはその著しい例であります。特有亜種の代表はカラスガイ *Cristalia plicata spatiosa* で、原種のホンカラスガイ *Cristalia plicata* は中国や満州に広く分布しています。イケチョウガイ *Hyriopsis schlegeri* の近似種ヒレイケチョウ *Hyriopsis cumingii* は中国に分布しているのです。今あげた琵琶湖特有種はいずれも化石となつて、古琵琶湖層の粘土中から発見せられ、形態学的にも現世種と殆んどちがいがありません。すべての動物がこのような状態、すなわち古生物学的材料が揃っているならば、私どもの考察ははるかに容易になるでありますが、現在ではそれは望むべくもないことであります。イケチョウガイは、ガマノセガイ *Lamprotula* やチヂミドブガイ *Lepidodesma* などとともに、北九州および山陰地方西部の古第三紀層から発見せられたことは、彼らの分布の由来あるいは大陸との関係を示唆する有力な材料であります。ガマノセガイもチヂミドブガイも、中部中国から南方にかけている貝で、動物地理学上のいわゆる東洋区系のものであります。この事実は琵琶湖の動物相中に、アジア南部の系統の要素に富むことを示すもので、琵琶湖産で特有種ではないが、カワネジガイ *Camptoceras hirasei* という小左巻貝のように、中国にはなくインド動物相の要素をも混じています。琵琶湖のヌマエビに寄生する截頭類の小蠕虫 *Caridinicola indica* は、その宿主なるエビとともに南方系の要素であります。宿主と寄生虫との関係が動物地理学上の有力な論拠となることはよく知られておりますから、彼等のこの種のデータもまた大陸との関係を考察するのに有力な材料になると存じます。

以上いくばくかの例を提示いたしまして、現世動物の大陸ならびに日本列島における分布を見て参りました。どの時代に大陸と陸つづきであつたかというような点は、ことさら論及を避けたのでありますが、陸つづきを考えなければ説明しにくい動物分布状態のいくつかを申述べたと存じます。わが動物地理学者の多くには、分布境界線をきめることを偏重した人が多く、しかもそれらの議論は陸つづきを既定の事実とし、その上に論旨を進めております。古地理学上の考説に触れることなく、現世の動物分布だけから陸橋あるいは接続関係の復原を試みることのむづかしさは、この講演の論旨の不徹底さからもお汲み取り下つたことと存じます。