

2006年12月16日(土)東京の中央大学後楽園キャンパスで開催される「平成18年度地球環境市民大学校 外来生物対策シンポジウム～外来生物の現場から」において講演するベルトリノさんの講演要旨です。リス・ムササビネットワークの皆様は特別に事前公開します。興味深い内容ですので、ぜひシンポジウムにご参加ください。

---

「ヨーロッパで拡大するハイイロリス・なぜ拡大を止められなかったか」  
ハイイロリス(*Sciurus carolinensis*)の北米からヨーロッパへの導入：侵入のケース・スタディ

## The introduction of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Europe: a case study in biological invasion

サンドロ ベルトリノ

Sandro Bertolino

DIVAPRA Entomology & Zoology, Via L. da Vinci 44, 10095 Grugliasco (TO), Italy.

E-mail: sandro.bertolino@unito.it

(翻訳：古田尚也・川道武男)

種を新しい生息環境や新しい地理的地域へ導入することは、生物多様性に対する最も深刻な脅威の一つとされる (Vitousek et al. 1996; Wilcove et al. 1998; IUCN 2000)。導入された種は、競争、捕食、寄生、病気の媒介、交雑などの生態学的に異なるプロセスを通じて、在来種と影響を及ぼしあう (Vitousek et al. 1996; Wittenberg & Cock 2001)。侵略的外来種との競争がよく記録された一例として、在来のヨーロッパアカリス(*Sciurus vulgaris*)が、導入されたアメリカのハイイロリス(*Sciurus carolinensis*)と置換されるということが、ブリテン諸島(英国)とイタリア北部で起こった (Gurnell & Pepper 1993; Bertolino & Genovesi 2003; Wauters et al. 2005)。

### 在来のアカリス

アカリス (*Sciurus vulgaris*)は、旧北区に分布し、西はイベリア半島から太平洋岸まで、大陸の地続きであるヨーロッパ、ロシア、モンゴル、中国北東部に広がる。サハリン(ロシア)と北海道(日本)の太平洋の島々にも生息し、コーカサス地方にも導入されている。ヨーロッパでは、アカリスは生息環境が適した地域の大部分にいまでも広がっているが、大面積の低地帯では減少を続けている。そこでは森林の分断化が進んでいるため、地域的絶滅が起こってもアカリスの再定着が妨げられている。しかしながら、主な脅威は、競争メカニズムを通じて在来のアカリスに置き換わるハイイロリスの存在である (Gurnell & Pepper 1993; Bertolino & Genovesi 2003)。

### 導入されたハイイロリス

ハイイロリスはアメリカ原産の種で、北米東部、すなわちメキシコ湾からカナダのケベック州・オンタリオ州南部まで分布する(Koprowski 1994)。本種は、北米、ヨーロッパ、南アフリ

カ、オーストラリア（現在は絶滅）など数多くの地域に導入されてきた。ヨーロッパでは、英国とアイルランドに 19 世紀終わりから 20 世紀前半にかけて幾度か導入され、イタリアへは 1948 年～1994 年に導入されてきた。これらの国々では、ハイイロリスの急激な拡大と同時に、在来のアカリスの生息範囲が劇的に減少した(Gurnell & Pepper 1993; Wauters et al. 1997; Teangana et al. 2000)。英国では、イングランド地方とウェールズ地方の大部分とスコットランド地方の一部地域でアカリスが消失し、今や種の絶滅の危機に瀕している(Gurnell & Pepper 1993)。

### 種間競争

これら 2 種の種間競争のメカニズムについては、これまでに研究が行われ、メカニズムの一部は解明されている。ハイイロリスはアカリスと同じ食物資源を利用するとともに、空間利用と活動パターンもアカリスに類似する(Wauters & Gurnell 1999; Wauters et al. 2001, 2002a, b)。落葉樹林では、ハイイロリスはアカリスがあまり利用しないドングリを多く食べるとともに、同種の他個体が分散貯蔵した種子の多くをくすねる(Wauters et al. 2001, 2002a, b)。針葉樹林では、ハイイロリスは最も食物提供量が多い生息パッチを独占し、そのパッチにアカリスは生息するのを避ける(Wauters et al. 2000; Bryce et al. 2002)。食物資源をめぐる種間競争の結果、アカリスでは体の成長が減少し、若い個体の入れ替わりと繁殖成功度が低下することにより、個体群密度の低下と地域的絶滅を引き起こす(Wauters et al. 2001, 2005; Gurnell et al. 2004)。英国では、これら 2 種の競争的排除には、リス・ポックスウイルス（以前はパラポックス・ウイルスとして知られていた）が介在する。ハイイロリスは、アカリスに致死的な病気を引き起こすウイルスの媒介者としての役割を果たしている(Sainsbury et al., 2000; Gurnell et al. 2006)。

### イタリアにおけるハイイロリス

ハイイロリスはイタリアに生息し、ピエドモンテ（トリノ近郊）、ロンバルディア（ティチーノ地方沿い）、リングリア(ジェノヴァ・ネルヴィ)の 3 つの個体群がある(Genovesi and Bertolino 2001; Bertolino & Genovesi 2003; Tattoni et al. 印刷中)。イタリアでは、最初にストゥピネージ（トリノ州ピエドモンテ地方）に 1948 年に導入された(Currado 1998)。この個体群は 2000 年までに、集約的農業と非常に分断化された森林がある 880 km<sup>2</sup> の範囲に広がった(Wauters et al. 1997b; Bertolino & Genovesi 2003)。ジェノヴァ・ネルヴィの個体群は、1966 年に導入されてから今日まで、幾つかの小さな都市公園に留まっている。近隣の丘陵地への拡大は、不適な生息環境であるために、不可能ではないが、拡大は困難なようである(Bertolino et al. 2000; Venturini et al. 2005)。ロンバルディアでは、1999 年にハイイロリスが発見された。この個体群は未だに低密度を保っているようであるが、ティチーノ峡谷でコロニーを形成し、スイスへ拡大するリスクは非常に高い(Tattoni et al. 2005)。

### ハイイロリス拡大のモデル化

ハイイロリスがイタリアとその近隣諸国へ拡大する可能性を検討するため、空間明示・個体群動態モデル（A spatially explicit population dynamics model (SEPM)）を適用した。ハイイロリスに関する SEPM は英国で開発され (Rushton et al. 1997)、イングランド、スコットランド、イタリアにおける同種の拡大予測に成功している(Rushton et al. 1997; Lurz et al. 2001; Tattoni et

al. 2005)。我々は、1996年における既知のハイイロリスの分布を起点に、その後の100年間の拡大状況をモデル化した。このモデルは、解像度250mのCORINE土地被覆データを基本にした電子的な生息環境地図と統合されていて、ハイイロリスの繁殖、分散、死亡率を個体レベルでシミュレートするものである。生活史に関わるパラメータは、フィールド・ワークによるデータと、学術論文からの推定値に基づいている。リスの個体群動態、生残、繁殖は、種子収量パターンと食物提供量とリンクしている。さらに、種子収量パターンは、詳細な樹種構成と樹齢構成に基づいている。生息環境が多様化すればするほど、種子収量がゼロもしくは不作の年は少なくなる。しかしながら、これらのデータはCORINE土地被覆データのスケールでは入手可能ではない。したがって、我々は2つの異なるシナリオをモデル化した。“最良ケース”では、種子収量の不作、平均、豊作がランダムに起き、リスの繁殖率と死亡率に対して付随する効果があるとしてシミュレートした。一方、“最悪ケース”のシナリオでは、種子収量の不作年が生じないと仮定した。

最良ケースのシナリオによれば、ピエドモントのハイイロリスがアルプスに侵入を始めて針葉樹林までに達するのに1996年から30~40年かかり、イタリアーフランス国境を越えるのに約70~75年かかる。ロンバルディア個体群が、ティチーノ沿いにマージョリー湖からポー川合流点までの地域に定着するには40~50年かかるであろう。スイスに最初の個体群が形成されるのは2051~2066年ごろで、ハイイロリスが存在する確率は次第に高まる。最悪ケースのシナリオでは、ハイイロリスの拡大が有意に早まることをシミュレーション地図が示している。1996年の20年後には、アルプス西部のトリノ州とクネオ州でハイイロリスがコロニーを形成することが予測され、約30年後には、アルプスを越えてフランスに達すると予測される。ロンバルディア個体群は、たった20年でティチーノ沿いとマージョリー湖に沿った地域でコロニーを形成し、2031~2041年にスイスに最初の個体群が形成されると予測される。

### ヨーロッパにとってのリスク

イタリアからハイイロリスを根絶するための唯一の努力は1997年にとられた。しかし、動物愛護活動家との法廷闘争によって中止された (Bertolino & Genovesi 2003)。それ以降、ハイイロリスの危険性やその拡大を防ぐ必要性を示すために数多くの努力が払われたにもかかわらず (Lurz et al. 2001; Bertolino & Genovesi, 2003, 2005; Tattoni et al. 2005; Genovesi & Bertolino, 2001)、行動は何一つとられていない。

イタリアのハイイロリスの将来と管理の決定は、予想される分布拡大の状況を考慮すべきである。ヨーロッパの多くの地域には、ハイイロリスに適した生息環境が含まれる。かくしてハイイロリスはイタリア北部から他の国々へ、そして長期的にはユーラシア大陸の大部分に拡大する可能性がある。これは、在来のアカリスと他の野生生物の保護にとって重大なリスクとなるであろう。

### 参考文献

- Bertolino S., Currado I., Mazzoglio P.J., Amori G. 2000. Native and alien squirrels in Italy. *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 11 (2): 49-58.
- Bertolino S., Genovesi P. 2003. Spread and attempted eradication of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biol. Conserv.*, 109: 351-358.

- Bryce J., Johnson P.J., MacDonald D.W. 2002. Can niche use in red and grey squirrels offer clues for their apparent coexistence? *J. Appl. Ecol.*, 39: 875-887.
- Currado I. 1998. The grey squirrel (*Sciurus carolinensis* Gmelin) in Italy: a potential problem for the entire European continent. In: *Ecology and Evolutionary Biology of Tree Squirrels* (Steele, M.A., Merritt, J.F., Zegers, D.A., Eds.). Virginia Museum of Natural History, Special Publication, n° 6: 263-266.
- Genovesi P., Bertolino S. 2001. Guide lines for the control of the American grey squirrel (*Sciurus carolinensis*). Quaderni Conservazione Natura. Min. Environment - National Wildlife Institute, n. 4, pp. 51 (in Italian, English executive summary).
- Gurnell J., Pepper H. 1993. A critical look at conserving the British red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Mammal Review*, 23:125-136.
- Gurnell J., Wauters L.A., Lurz P.W.W., Tosi G. 2004. Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 73: 26-35.
- Gurnell J., Rushton S.P., Lurz P.W.W., Sainsbury A.W., Nettleton P., Shirley M.D.F., Bruemmer C., Geddes N. 2006 Squirrel poxvirus; landscape scale strategies for managing disease threat. *Biological Conservation* 131: 287-295.
- Koprowski J.L. 1994. *Sciurus carolinensis*. Mammalian Species 480. American Society of Mammalogists
- IUCN 2000. Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss caused by Alien Invasive Species. IUCN, Gland, Switzerland.
- Lurz P.W.W., Rushton S.P., Wauters L.A., Bertolino S., Currado I., Mazzoglio P., Shirley, M.D.F. 2001. Predicting grey squirrel expansion in North Italy: a spatially explicit modelling approach. *Landscape Ecology* 16: 407-420.
- Rushton S.P., Lurz P.W.W., Fuller R., Garson P.J. 1997. Modelling the distribution of the red and grey squirrel at the landscape scale: a combined GIS and population dynamics approach. *Journal of Applied Ecology* 34: 1137-1154.
- Sainsbury A.W., Nettleton P., Gilray J., Gurnell J. 2000. Grey squirrels have high seroprevalence to a parapoxvirus associated with deaths in red squirrels. *Anim. Conserv.*, 3: 229-233.
- Tattoni C., Preatoni D., Martinoli A., Bertolino S., Wauters L.A. 2005. Application of modelling techniques to manage a population of grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in Lombardy, northern Italy, and analysis of parameters estimates used in simulations Italian. *Hystrix Italian Journal of Mammalogy*, 16 (2): 99-112.
- Teangana D.Ó., Reilly S., Montgomery W.I., Rochford J. 2000. Distribution and status of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) and grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Ireland. *Mammal Review*, 30: 45-56.
- Venturini M., Franzetti B., Genovesi P., Marsan A., Spanò S. 2005 distribuzione e consistenza della popolazione di scoiattolo grigio *Sciurus carolinensis* Gmelin, 1788 nel levante genovese. *Hystrix It. J. Mamm.* (n.s.) 16 (1): 53-58
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Westbrook R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84: 468-478.
- Wauters L.A., Gurnell J. 1999. The mechanism of replacement of red by grey squirrels: a test of the interference competition hypothesis. *Ethology*, 105: 1053-1071.
- Wauters L.A., Lurz P.W.W., Gurnell J. 2000. The interspecific effects of grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) on the space use and population demography of red squirrels (*S. vulgaris*) in conifer plantations. *Ecol. Res.*, 15: 271-284.

- Wauters L.A., Currado I., Mazzoglio P.J., Gurnell J. 1997. Replacement of red squirrels by introduced grey squirrels in Italy. In: Gurnell J. and Lurz P. (Eds), The Conservation of Red Squirrels, *Sciurus vulgaris* L. People Trust for Endangered Species, 79-88.
- Wauters L.A., Gurnell J., Martinoli A., Tosi G. 2001. Does interspecific competition with introduced grey squirrels affect foraging and food choice of Eurasian red squirrels? *Anim. Behav.*, 61: 1079-1091.
- Wauters L.A., Gurnell J., Martinoli A., Tosi G. 2002a. Interspecific competition between native Eurasian red squirrels and alien grey squirrels: does resource partitioning occur? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52: 332-341.
- Wauters L.A., Tosi G., Gurnell J. 2002b. Interspecific competition in tree squirrels: do introduced grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) deplete tree seeds hoarded by red squirrels (*Sciurus vulgaris*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 51(4):360-367.
- Wauters L., Tosi G., Gurnell J. 2005. A review of the competitive effects of alien grey squirrels on behaviour, activity and habitat use of red squirrels in mixed, deciduous woodland in Italy. *Hystrix It. J. Mamm.* 16: 27-40.
- Wilcove D. S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A., Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48: 607-615.
- Wittenberg R., Cock M. 2001. Invasive Alien Species: a Toolkit of Best Prevention and Management Practices. GISP/CAB International, Wallingford, UK.

訳注：本翻訳では *Sciurus vulgaris* にアカリスの訳語をあてはめている。この種は北海道におけるエゾリス *Sciurus vulgaris orientis* と同じキタリスの亜種であるが、本文に red squirrel とあるためアカリスとした。