

## 日本産リス科動物の自然史とブラキストン線

押 田 龍 夫

北海道大学理学部附属動物染色体研究施設

日本には、帰化動物であるクリハラリス *Callosciurus erythraeus* (一般にタイワンリスとも呼称されているが、タイワンリスに該当する学名は本来 *Callosciurus caniceps* である) を除いて、現在4属6種のリス科動物が分布している。これら日本産リス類の自然史について、動物地理学的、古生物学的、細胞遺伝学的、そして分子進化学的知見をあわせて考えた場合、ブラキストン線(津軽海峡)の果たした役割は非常に興味深く、4属各々がブラキストン線に対して特有の分布様式を示している(押田, 1996; Oshida *et al.*, 1996)。

著者は、日本産リス科動物の起源を明らかにするために、各種分染法(G-, C-, Q-, Ag-NORバンド)を用いた染色体分析、また、ミトコンドリアDNA(mtDNA)のチトクロム**b**および12SリボソームRNA(12S rRNA)遺伝子の塩基配列に基づいた分子系統解析を行っている。これらの結果に基づいて、日本産リス科動物の自然史および分布をブラキストン線を中心に概説する。

1. シマリス属 (*Tamias*)

シマリス属は北半球に見られる半樹上性のリスであり、北米から中米にかけて20種が生息している(Corbet and Hill, 1991)。しかしながら、旧世界のシマリス属は、ユーラシア大陸の北部一帯から、サハリン・北海道にかけて広く分布するシマリス *Tamias sibiricus* 1種のみで(Corbet and Hill, 1991)、日本のエゾシマリスはその一亜種(*T. s. lineatus*)である(今泉, 1960)。エゾシマリスは、日本ではブラキストン線より北方の北海道にのみ生息していることから、津軽海峡が完全に形成された後にサハリン経由で日本へ渡来したと考えられる。しかし、日本列島での化石の発見例が皆無であるため、いつ頃から分布しているのか不明である。

シマリスの遺伝学的研究は極めて少ない。Oshida *et al.* (1996) は、韓国産シマリスとエゾシマリスの12S rRNA 遺伝子部分塩基配列(379塩基)を用いて、両者間の塩基置換が1.3%であることを報告している。また、Sasaki *et al.* (1969) によって本種の染色体数および通常核型が、そしてOshida and Yoshida (1995) により各種分染法による染色体のバンドパターンが報告されている。しかしながら、これらの遺伝学的な情報からエゾシマリスの起源を議論することは困難である。現在著者らは、本種の種内レベルでの地理的変異を解明するために、DNAのデータをさらに集積中である。

## 2. ムササビ属 (*Petaurista*)

ムササビ属は、ユーラシア大陸南部、東南アジア島嶼部等々に広く分布するが (Nowak, 1991), 日本の本州がその北限であり、ブラキストン線によって分布を制限された典型的な哺乳類グループの一つである。日本に生息するホオジロムササビ (または単に‘ムササビ’と呼ぶ) *Petaurista leucogenys* は、中国の中部および本州・四国・九州にのみ分布する遺残種であると考えられてきたが (今泉, 1985; Corbet and Hill, 1991), 臼歯の形態的相違から、中国集団を別種 (*Petaurista xanthotis*) とする見解が報告されている (Corbet and Hill, 1992)。両集団の分類は今後の形態学的、核学的、および分子系統学的な解析によって明らかにされるであろう。

ホオジロムササビはその化石記録から、中期更新世にはすでに日本に分布していたことが報告されている (Kawamura, 1988; 河村, 1990)。ムササビ属の中で、ユーラシア大陸において最も広い分布域をもつオオアカムササビ *Petaurista petaurista* (ラオス産の個体) とホオジロムササビの間でチトクロム *b* 遺伝子部分塩基配列 (1,068塩基) の塩基置換は約15%であり、また、これまでに哺乳類で報告されているコドンの3番目の塩基に生じたトランスバージョン頻度に基づくチトクロム *b* 遺伝子の進化速度 (0.5%/Myr: Irwin *et al.*, 1991) を用いて計算された両者の分岐年代 (この計算には、両種のコドンの3番目に生じたトランスバージョンのみの塩基置換率を進化距離として用いている) は、およそ1080万年前であった (押田ほか, 未発表)。なお、以後本稿において算出された分岐年代は全て同様の計算方法を用いたものである。

化石と分子の結果から、ホオジロムササビは、ユーラシア大陸において前期更新世以前にオオアカムササビのグループから分岐を遂げており、その後中期更新世以前に、黄海に形成された陸橋を経由して日本へ渡来したと考えられる。しかし、なぜ北海道まで分布を広げることができなかったのだろうか? 中期更新世に本州に分布していたのであれば、その後訪れたリス氷期 (21~14万年前) 等において、物理的にはブラキストン線を越えて分布を広げることが可能であったとも思われるが、ムササビの北方進出を妨げる何らかの障壁 (環境要因) が存在したのであろう。

## 3. モモンガ属 (*Pteromys*)

モモンガ属には、ユーラシア大陸北部一帯およびサハリン・北海道に広く分布するタイリクモモンガ *Pteromys volans* (北海道のものはエゾモモンガ *P. v. orii* と呼称される) と本州・四国・九州にのみ分布するニホンモモンガ *Pteromys momonga* の2種が分類されており (Nowak, 1991), 両種はブラキストン線によって完全に分布域を隔てられている。化石記録 (Kawamura, 1988) によると、ニホンモモンガは、中期更新世には本州に分布しており、河村 (1990) はサハリン経由で北海道へ渡来したタイリクモモンガ (エゾモモンガ) がその祖先種であると述べたが、この結論に関しては今後の検討を要するであろう。

両種は、陰茎骨の形態および乳頭数の相違等に基づいて別種とされており (今泉, 1960), 染色体・mtDNA 塩基配列にも顕著な違いが認められる。まず染色体であるが、両種とも  $2n=38$  で染色体数自体は同じである (Tsuchiya, 1979; Rausch and Rausch, 1982)。しかしながら核型構成に関しては、メタセントリック・サブメタセントリックの数、サテライト・二次狭窄の有無、Y染色体の大きさといった点で明らかな相違が見られ (柳川ほか, 1996), さらに G-, C-バンドパターンおよび仁形成部位についても異なっていることが報告されており (押田ほか, 1996; 押田ほか, 1998), 両種の間で複雑な染色体再配列が生じたものと思われる。次にチトクロム *b* 遺伝子の部分

塩基配列 (1,068塩基) の解析結果であるが、両種間での塩基置換は約13%であり、その分岐年代はおよそ1020万年前と推定された (押田ほか, 未発表). この分岐年代から判断すると、両種は前期更新世にはすでに分岐を遂げており、日本への渡来経路および祖先種の問題に関して次の三つの仮説を提唱することができる.

(i) 両種がユーラシア大陸において分岐した後、ニホンモモンガは朝鮮半島または黄海経由で本州以南へ、タイリクモモンガ (エゾモモンガ) はサハリン経由で北海道へ各々分布を広げたとする説である (この仮説では両者のどちらが祖先種であるのか、あるいは両者に共通な別の祖先種が存在したのかは不明である). 現在ニホンモモンガは、本州、四国、九州以外には分布していないので、この仮説を提唱する場合、ユーラシア大陸におけるニホンモモンガ (あるいはその祖先種) の絶滅を証明する化石証拠が必要である.

(ii) ニホンモモンガの祖先種は、河村 (1990) が提唱したようにタイリクモモンガであるが、サハリンではなく黄海経由で本州以南に渡来したタイリクモモンガがその直接的な祖先であり、日本海の形成に伴った地理的隔離によって両種が分岐したという説である. この仮説を支持するためには、本州以南からのタイリクモモンガの化石証拠が必要であろう.

(iii) 河村 (1990) が述べたようにモモンガ属の日本への渡来経路はサハリンからであり、北海道から本州以南へ分布を広げた後、ブラキストン線を境にして両種が分岐を遂げたとする説である. 現在のモモンガ属の分布から考えてこの説が妥当なように思われるが、その後訪れた氷期において津軽海峡は陸橋化したと考えられているので (大嶋, 1990, 1991; 小野, 1994), 更新世の間おそらく両集団は物理的には隔離されておらず、なぜ前期更新世にブラキストン線を境にした完全な隔離が生じたのかは不明である. この仮説を提唱する場合も、前期更新世にエゾモモンガが北海道から本州へ移動したことを証明するため、本州以南からのエゾモモンガの化石証拠が必要であろう.

#### 4. リス属 (*Sciurus*)

日本におけるリス属の分布はモモンガ属と類似している. 北海道には、ユーラシア大陸北部一帯に広く分布するキタリス *Sciurus vulgaris* の一亜種であるエゾリス *S. v. orientis* が生息しており、また、本州・四国・九州には、日本の固有種であるニホンリス *Sciurus lis* が生息している (Corbet and Hill, 1991; 今泉, 1960). 両種はモモンガ属 2 種の場合と同様にブラキストン線によってその分布域が分けられている. 一般にニホンリスは、本州・四国・九州に分布すると記載されているが (今泉, 1960), 九州では現在その生息が確認されていない. 九州において絶滅または確認が困難な程個体数が減少しているとも考えられるが、元来生息していなかったという可能性も否定できない. この点に関しては、今後詳細な生息調査を行う必要があるだろう.

化石記録によれば、ニホンリスは中期更新世にはすでに本州に分布しており (Kawamura, 1988), サハリン経由で日本へ渡来したキタリス (エゾリス) がその祖先種であると考えられている (河村, 1990). 一方、染色体および mtDNA の解析結果から得られた両種の遺伝的差異は、モモンガ属 2 種の場合と比べるとかなり小さい. 染色体数は両種とも  $2n=40$  で (Sasaki *et al.*, 1969; Tsuchiya, 1979), 核型構成も同じであり、C-および Ag-NOR バンドパターンで相違が見られるものの、Q-バンドパターンは基本的に同じである (押田ほか, 1996; Oshida and Yoshida, 1997). また、両種間でのチトクロム *b* 遺伝子部分塩基配列 (1,040塩基) の塩基置換は約 6% であり、その分岐年代は、およそ340万年前であると計算された (押田ほか, 未発表). このことから、モモンガ属 2 種と比べると、日本産リス属 2 種の地理的隔離は、比較的最近であることが示唆された. ニホンリス

・エゾリスについては、両者を別種と見なすか、あるいはニホンリスをキタリスの一亜種として扱うかに関して、これまでに形態的な特徴（毛色・身体サイズ等）に基づいた議論が為されてきた（今泉, 1960）. 近年 Oshida *et al.* (1996) は, 12S rRNA 遺伝子の部分塩基配列 (379塩基) の塩基置換が両者の間で約0.9%であり, これがムササビ属やシマリス属の種内変異レベルの値に相当すると報告しているが, この結果は, 12S rRNA 遺伝子より進化速度が速いチトクロム *b* 遺伝子を用いた場合 (上述) と矛盾する. 本稿では両者を別種として扱ったが, この分類上の問題に関しては, 今後さらに検討を要するであろう.

最後に, 現在の分布に基づいたリス属の日本への渡来経路についてであるが, モモンガ属で述べた三つの仮説は, そのまます属にも当てはめることができる. しかしながら, 遺伝的分析から得られた両種の近縁性および分岐年代から判断して, 少なくとも両種はユーラシア大陸において分岐したのではなく, 対馬海峡・津軽海峡等の形成に伴いニホンリス (あるいはその祖先種) が本州・四国・九州に隔離された後, 種分化を遂げたと考えた方が妥当であろう.

## 5. ま と め

以上のようにブラキストン線に着目した日本産リス類4属の分布と遺伝的特徴は様々であって, 現在の所, 一様な法則性を打ち出すことは困難である. しかしながら, これまでに得られている諸々の知見から, 暫定的なものではあるがまとめとして以下の仮説を提唱したい.

滑空性のリス類であるムササビ属およびモモンガ属では, 中期更新世からブラキストン線によってその分布が大きく制限されていた. 両属とも中期更新世には本州に分布していたものの, この時期に, ムササビ属はブラキストン線を越えて北海道へ移動することができず, またモモンガ属もブラキストン線によって2種に隔離されてしまったのである (モモンガ属に関しては, 仮にユーラシア大陸で2種に分岐した後に, 前述のような別々の経路で日本へ渡来したとしても, 両種共に津軽海峡を越えることができなかった訳である). しかし同じ時期に本州へ分布していたリス属の場合, ブラキストン線による絶対的な隔離が遅く, 比較的最近まで北海道集団と本州以南集団との間で交流があったものと思われる. すなわちブラキストン線による隔離効果は, 同じリス科動物であっても, 属によって様々であったと考えることができる. およそ10万年前の最終間氷期に形成される以前, 津軽海峡は, 更新世の大部分において陸橋化していたと考えられているが (大嶋, 1990, 1991), 陸橋の存続期間に, 北海道と本州の間を往来できた哺乳類グループとできなかった哺乳類グループがいたのではないだろうか? ムササビ属・モモンガ属のような滑空性リス類はその特異な形態・生態のため, 仮に海峡が陸橋化しても, 滑空移動に要求される十分な森林環境が形成されない限り分布域を広げることができず, 一方, 樹上性でありながらもしばしば地上を採餌等の生活の場として利用するリス属は, 陸橋化した津軽海峡上に形成された疎林等の環境を利用して移動することが可能であったのかもしれない. 単に移動能力のみに着目すると, 日本産リス類の中で唯一半樹上性リスであるシマリスが有利であるように思われるが, 北海道への渡来が他のリス類より遅かったため, 本州以南へ分布を広げる以前に津軽海峡が形成されてしまい, 現在に至ったのであろう. 今後, 陸橋化した時期の津軽海峡の植生・地形等の古環境に関する情報と, 現世リス類の生態学的・行動学的知見とを総合的に考察することにより, 日本産リス類の自然史とブラキストン線との関係が明らかになるであろう.

## 謝 辞

本稿を執筆する機会を与えて下さった増田隆一氏（北海道大学理学部附属動物染色体研究施設）にこの場を借りて厚く御礼申し上げたい。また、本稿作成に際して貴重な御助言を頂いた大館智志（北海道大学低温科学研究所）、永田純子（森林総合研究所）の両氏に深く感謝の意を表したい。

## 引用文献

- Corbet, G. B. and J. E. Hill. 1991. A World List of Mammalian Species. 3rd ed, Oxford Univ. Press, Oxford.
- Corbet, G. B. and J. E. Hill. 1992. The Mammals of the Indomalayan region: A Systematic Review. Oxford Univ. Press, Oxford.
- 今泉吉典. 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 保育社, 東京.
- 今泉吉典. 1985. 日本の動物相の起源をさぐる—なぜニホンジカが中国にいるのか. アニマ, 145: 28-34.
- Irwin, D. M., T. D. Kocher and A. C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. J. Mol. Evol., 32: 128-144.
- Kawamura, Y. 1988. Quaternary Rodent Faunas in Japanese Island. Memoirs of Fac. of Sci., Kyoto Univ., Series of Geol. & Mineral., Vol. LIII, Nos. 1 & 2, pp. 31-348.
- 河村善也. 1990. 化石資料から見た現在の日本列島の齧歯類動物相の起源. 日本哺乳類学会1990年度大会講演要旨集. pp. 70.
- Nowak, R. M. 1991. Walker's Mammals of the World. vol. 1, 5th ed, The Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore and London.
- 小野有五. 1994. 氷河時代のドラマ—北海道の創世期. (石城謙吉・福田正己, 編: 北海道・自然の成り立ち) pp. 1-15. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 大嶋和雄. 1990. 第四紀後期の海峡形成史. 第四紀研究, 29 (3): 193-208.
- 大嶋和雄. 1991. 第四紀後期における日本列島周辺の海水準変動. J. Geography 100 (6): 967-975.
- 押田龍夫. 1996. 染色体及びミトコンドリア DNA から見た日本産リス科齧歯類の起源. 関東平野, 4: 37-42.
- 押田龍夫・増田隆一・糸矢万紀子・柳川 久・吉田迪弘. 1996. ブラキストン線を境としたリス属およびモンガ属の遺伝的相違について. 日本哺乳類学会1996年度大会講演要旨集. pp. 88.
- Oshida, T. and M. C. Yoshida. 1995. Banded karyotype of Asiatic chipmunk, *Tamias sibiricus lineatus* Siebold. Chrom. Inf. Serv., 57: 27-28.
- Oshida, T., R. Masuda and M. C. Yoshida. 1996. Phylogenetic relationships among Japanese species of the family Sciuridae (Mammalia, Rodentia), inferred from nucleotide sequences of mitochondrial 12S ribosomal RNA genes. Zool. Sci., 13: 615-620.
- Oshida, T. and M. C. Yoshida. 1997. Comparison of banded karyotypes between the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris* and the Japanese squirrel *Sciurus lis*. Chrom. Sci., 1: 17-20.
- 押田龍夫・柳川 久・津田真寿美・井上勝一・増田隆一・吉田迪弘. 1998. 染色体およびミトコンドリア DNA 分析に基づくニホンモンガ・エゾモンガの系統関係について. 日本野生動物医学会第4回大会プログラム・要旨集. pp. 31.
- Rausch, V. R. and R. L. Rausch. 1982. The karyotype of the Eurasian flying squirrel, *Pteromys volans* (L.), with a consideration of karyotypic and other distinctions in *Glaucomys* spp. (Rodentia: Sciuridae). Proc. Biol. Soc. Wash., 95 (1): 58-66.
- Sasaki, M., H. Shimba and M. Itoh. 1969. Notes on the somatic chromosomes of two species of Asiatic squirrels. Chrom. Inf. Serv., 9: 6-8.
- Tsuchiya, K. 1979. A contribution to the chromosome study in Japanese mammals. Proc. Jpn. Acad., 55 Ser B: 191-195.

柳川 久・押田龍夫・谷口明里・竹田津こるり, 1996. 福井県下で保護されたニホンモモンガに関する知見. 森林野生動物研究会誌, 22: 8-16.

---

受理日: 1999年8月21日

Tatsuo Oshida: The Blakiston's Line and natural history of Japanese sciurids.

著者: 押田龍夫, 〒060-0810 札幌市北区北10条西8丁目 北海道大学理学部附属動物染色体研究施設