

日本産リス科動物の進化的歴史—各々の属そして種が示す動物地理学的特徴の形成過程を考える

Evolutionary history of squirrels occurring in Japan—the process for forming their zoogeographical characteristics

押田龍夫¹⁾

Tatsuo Oshida¹⁾

ABSTRACT

There are six squirrel species in Japan: *Petaurista leucogenys*, *Pteromys momonga*, *Pteromys volans*, *Sciurus lis*, *Sciurus vulgaris*, and *Tamias sibiricus*. The retreat of temperate forests during glacial period and geographical isolation by Blakiston's Line at the Tsugaru Strait could have affected their phylogeographical structure and distribution patterns. *Petaurista leucogenys* is endemic to Honshu, Shikoku, and Kyushu and could be greatly affected by temperate forest dynamics during glaciation. Also endemic to Honshu, Shikoku, and Kyushu, *P. momonga* and *S. lis* are respectively closely related to *P. volans* and *S. vulgaris* in Hokkaido, Sakhalin, and northern Eurasia and show the effects of geographical isolation by Blakiston's Line. *Tamias sibiricus* is distributed in Hokkaido, Sakhalin, and northern Eurasia. Blakiston's Line could have also affected its distribution. Based on their mitochondrial DNA sequences and chromosomes, I show that each squirrel species has its own unique evolutionary history.

Key Words: *Petaurista leucogenys*, phylogeography, *Pteromys momonga*, *Pteromys volans*, *Sciurus lis*, *Sciurus vulgaris*, *Tamias sibiricus*

はじめに

日本列島には、シマリス属のシマリス (*Tamias sibiricus*)、リス属のキタリス (*Sciurus vulgaris*) とニホンリス (*Sciurus lis*)、モモンガ属のタイリクモモンガ (*Pteromys volans*) とニホンモモンガ (*Pteromys*

momonga)、ムササビ属のムササビ (*Petaurista leucogenys*) の計4属6種のリス科動物が分布している (Wilson and Reeder, 2005)。各々の属・種には特有の系統地理的・生物地理的パターンが見られ、その進化的歴史が異なることが示唆されている (押田, 1999)。日本列島の中では、シマリスは北海道に見られ、津軽海峡 (ブラキストン線) より南へは分布していない。一方ムササビは本州・四国・九州にのみ分布し、津軽海峡より北へは進出しなかった。津軽海峡を境に属内で最も近縁な2種が異所性分布を示すのがリス属・モモンガ属である (北海道にはキタリス、タイリクモモンガ、本州以南にはニホンリス、ニホンモモンガが生息する)。世界的なスケールで見た場合、シマリス、キタリス、タイリクモモンガはユーラシア大陸北部から中部一帯に見られ、リス科動物の中で最も広汎な分布域を示す。一方、ニホンリス、ニホンモモンガ、ムササビは、日本の本州以南九州以北の地域にのみ見られる固有種であり、分布は局所的である。

これら4属6種のリス科動物が現在日本列島において示す動物地理学的特徴がどのように形成されたのかについて、これまでに著者が行ってきた分子系統地理学的解析結果に基づいて概説したい。

シマリスの系統地理

シマリス属は北半球に分布する地上性 (半樹上性とも記述される) リスである。旧世界と新世界で分布する種数には大きな違いがあり、北米から中米に

¹⁾ 帯広畜産大学野生動物学研究室
〒080-8555 帯広市稲田町西2線11

Laboratory of Wildlife Biology, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine, West 2, 11, Inada, Obihiro, 080-8555 Japan

E-mail: oshidata@obihiro.ac.jp

かけては20種が生息するが、ユーラシアではシマリス1種が見られるのみである (Wilson and Reeder, 2005). シマリスはユーラシア大陸北部一帯からサハリン・北海道にかけて広く分布するが、ブラキストン線以南への自然分布は認められていない。

ミトコンドリア (mt) DNA のチトクロム *b* 遺伝子塩基配列を用いた近年の分子系統地理学的解析結果から、ユーラシア大陸に分布するシマリスには大きく二つの系統グループが存在し、一つは「朝鮮半島に分布する集団」、そしてもう一つは、これ以外の「ロシアから中国にかけて広範囲に分布する集団」である (Obolenskaya *et al.*, 2009). サハリンおよび北海道のシマリスはこの後者のグループに含まれており、本種はサハリン・北海道をも含めたユーラシアの広い地域に地理的な分化を遂げることがない程比較的最近になってから分布したことを推察することができる。ユーラシア大陸におそらく二つの系統グループの起源となる氷期レフュージアが存在し、氷期終了後に各々がそのレフュージアから分布を拡大したと解釈されるが、詳細なシナリオについては今後の研究課題である。

■ ムササビの系統地理

ムササビ属は、南アジア、東南アジア、および東アジア南部の森林に広く分布する樹上性かつ滑空性のリスである。現在9種に分類されているが (Wilson and Reeder, 2005), mtDNA のチトクロム *b* 遺伝子塩基配列を用いた最近の分子系統学的知見から、分類体系の見直しが必要と示唆されている (Oshida *et al.*, 2004). 日本の本州が本属の分布北限であり、ブラキストン線より北方へ分布しなかったグループである。ムササビ (和名でホオジロムササビとも呼称する) は、中国の中部および日本の本州・四国・九州に不連続分布を示す遺残種であると考えられていたが (Corbet and Hill, 1991), 臼歯の形態的相違から、現在中国集団は別種であるチュウゴクムササビ (*P. xanthotis*) とされており (Corbet and Hill, 1992; Wilson and Reeder, 2005), これはチトクロム *b* 遺伝子塩基配列を用いた分子系統学的解析結果からも支持されている (Oshida, 2006). 従ってムササビは、本州・四国・九州にのみ生息する日本の固有種であ

る。

化石記録から、ムササビは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). 現在のムササビ属の分布域と併せて考えた場合、中期更新世以前に本種 (あるいはその祖先種) は、黄海に形成された陸橋を経て日本列島へ渡来したと考えられるが、その詳細については今後の検討課題である。チトクロム *b* 遺伝子塩基配列を用いた最近の分子系統地理学的解析結果から、本種には少なくとも五つの系統グループ (「北部グループ」, 「中央部グループ」, 「南東部グループ」, 「南西部グループ」, 「南部グループ」) が認められ、これらは氷期において、現在本州以南に普通に見られる温帯性の針広混交林および常緑広葉樹林が南方 (本州中部以南) へ後退した結果 (Millien-Parra and Jaeger, 1999), 南日本に形成されたレフュージアによって創出されたことが示唆されている (Oshida *et al.*, 2009b). 特に、四国や紀伊半島から本州中部と東北一帯にかけて広く分布する北部グループは、氷期終了後、比較的短期間の間に分布域を北方へ拡張させたと考えられ (Oshida *et al.*, 2009b), 興味深いことに同様のパターンがムササビと同じく森林性・樹上性のニホンザル *Macaca fuscata* でも報告されている (Kawamoto *et al.*, 2007). 一方他の4グループも氷期終了後に各々のレフュージアから分布域を拡大させたものの、北日本へ進出するまでには至らず、現在の南日本域において、広く重複した分布パターンを示している。五つの系統グループの現在の分布パターンの相違を詳細に説明することは困難であるが、おそらく各々のグループを創出した氷期レフュージアの位置の違いが反映された結果であると筆者は考えている。森林性・樹上性のムササビは、本州以南の森林植生の変化に応じてその分布を受動的に大きく変化させ、現在の系統地理的特徴を示すに至ったのであろう。

■ モモンガ属の系統地理

モモンガ属は旧世界にのみ見られる滑空性のリス科動物である。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 (北海道集団はエゾモモンガ *P. volans orii* と呼ばれる)

と本州・四国・九州にのみ分布するニホンモモンガの2種に分類されており、両種はブラキストン線によってその分布域を隔てられている (Wilson and Reeder, 2005). 両種は、陰茎骨の形態および乳頭数の相違 (タイリクモモンガは4対, ニホンモモンガは5対である) 等に基づいて別種とされている (今泉, 1960). 染色体構成にも顕著な違いが見られ、両種とも $2n=38$ であるものの、メタセントリックおよびサブメタセントリックの数, サテライトおよび二次狭窄の有無, さらに G-, C-バンドパターンおよび仁形成部位が異なることが報告されている (Oshida *et al.*, 2000b). チトクロム *b* 遺伝子塩基配列の比較においても両種間の塩基置換率は約 15% であることが報告されている (Oshida *et al.*, 2000a).

化石記録 (Kawamura, 1988) によると、ニホンモモンガは、中期更新世にはすでに本州に分布しており、これ以前に朝鮮半島 (あるいは黄海) 経由で大陸から日本列島へ渡来したものと考えられる (しかしながら、ブラキストン線を越えて北海道にまで北上することは出来なかった). 筆者は、現在本種のサンプルを本州・四国・九州から収集し、分子系統地理学的解析を継続中である. 分布パターンと生態学的特徴等から考えて、ムササビと同様に森林の変化に応じた系統地理学的特徴を得るものと予測しているが、今後の重要な研究課題である.

一方、北海道のエゾモモンガは、サハリン経由で北海道へ分布を拡張したと考えられている (しかしながら、ブラキストン線を越えて本州にまで南下することは出来なかった). チトクロム *b* 遺伝子塩基配列に基づいたタイリクモモンガの分子系統地理学的解析結果から、本種には少なくとも三つの系統グループ (「北海道グループ」, 「極東ロシアグループ」, 「北部ユーラシアグループ」) が存在し、1) 北海道グループが早期に他のグループから分岐を遂げたこと、2) 極東ロシアグループは極東ロシアにのみ分布し、おそらく山脈等の地理的障壁による隔離によって創出されたこと、さらに、3) 北部ユーラシアグループは東部ヨーロッパから東シベリアに至るまでユーラシア大陸北部一帯に広く分布し、おそらく氷期レフュージアから短期間にその分布を拡張したことが示唆されている (Oshida *et al.*, 2005). チトクロム *b* 塩基配列データに基づいて算出された北海

道グループとユーラシアの他のグループとの分岐年代はおおよそ 40~20 万年前であり、北海道のエゾモモンガは中期~後期更新世に大陸集団から隔離された特有の集団であることが示唆されている (Oshida *et al.*, 2005).

リス属の系統地理

リス属は、北半球に広汎に分布する樹上生のリスである. 本属には 28 種が記載されているが、新世界に 25 種が分布するのに対して、旧世界には 3 種のみが分布する (Wilson and Reeder, 2005). 日本における本属の分布は既述の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汎に分布するキタリスの一亜種であるエゾリス *S. vulgaris orientis* が生息する. 一方、本州・四国には日本の固有種であるニホンリスが生息する. 九州にも本種が生息するという記述 (今泉, 1960) が一般的に普及しているが、近年その生息は確認されていない (安田, 2007). 九州において、すでに絶滅あるいは極端に個体数が減少していることが考えられるが、元来生息していなかったという可能性も示唆されており、今後の重要な検討課題である.

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いたことが報告されている (Kawamura, 1988). これ以前に朝鮮半島経由で大陸から日本列島へ渡来したものと考えられるが、サハリン経由で北海道へ渡来したエゾリスがその祖先集団である可能性も否めない. 染色体では両種間で顕著な違いは認められず、両種とも $2n=40$ でその核型構成も同様であり、C-バンドパターンおよび仁形成部位に相違がみられるものの、Q-バンドパターンは同様である (Oshida and Yoshida, 1997). チトクロム *b* 遺伝子塩基配列の比較においても両種間の塩基置換率は約 5% であり、極めて近縁であることが示唆されている (Oshida *et al.*, 2009a).

チトクロム *b* 遺伝子塩基配列に基づくエゾリスを含めたキタリスの系統地理学的解析結果では、エゾリスはエゾモモンガのようにユーラシア大陸集団から早期に分岐を遂げておらず、大陸集団に含まれることが示唆されている (野田ら, 未発表). 北海道を含めたユーラシア北部一帯の生息域に本種は短期

間で分布を拡大したと考えられ、おそらく氷期に形成されたレフュージアから森林の拡大に伴ってその生息域を拡張させたのであろう。この仮説については今後の詳細な分子系統地理学的解析結果によって検証を進めていきたいと考えている。

まとめ

既述の様に、日本産リス科動物4属6種の系統地理学的特徴は各々特有であり、進化的歴史の普遍則などに関して一概に議論を展開することは困難である。しかしながら、これまでに得られた古生物学的、遺伝学的、生物地理学的、および生態学的知見等を併せて考えた場合、幾つかのシナリオを提唱することが出来る。最後に日本産リス科動物の進化的歴史について概要をまとめて議論したい。

現在本州以南に見られるムササビ、ニホンモモンガ、ニホンリスの3種については、中期更新世にすでに日本に分布しており (Kawamura, 1988)、本州・四国・九州がユーラシア大陸から隔離された結果生じた日本の固有種であると考えられる。近縁種がユーラシア大陸南方に分布するムササビの場合、黄海に形成されていた陸橋が消失して以来、また、近縁種が朝鮮半島に現在も分布するニホンモモンガ、ニホンリスの場合、朝鮮半島と西日本との間の陸橋が消失して以来、各々大陸集団から地理的に隔離され、日本の固有種となったのであろう (加えて、3種ともにブラキストン線を越えて北海道にまで分布を広げることができなかつたと考えられる)。そして、ムササビの例で見られる様に、氷期・間氷期の反復に伴って日本列島の中で生じた森林の変化が各々の系統地理学的特徴を形成する大きな要因になったのかもしれない (ニホンリス、ニホンモモンガについては今後の研究課題である)。

現在北海道に分布するエゾリス、エゾモモンガ、エゾシマリスは、サハリン経由で大陸から渡来した集団がその祖先であると考えられる。サハリンと北海道の間に存在する宗谷海峡の深度は50-60 m、そしてサハリンと大陸間の間宮海峡の深度は約10 mであり、最終氷期の約1万年前まで北海道とサハリンおよびシベリアは陸橋でつながっていたと考えられている (大嶋, 1990; 小野, 1990)。従って、少

なくとも1万年前までは、3種の北海道集団は地理的に大陸集団から隔離されていなかったと考えることができる。実際に、エゾリス、エゾシマリスでは大陸集団との明瞭な遺伝的分化が認められず、これは、比較的最近まで集団間の隔離がなかったこと、そしてユーラシア大陸・サハリン・北海道集団が特定の氷期レフュージアに由来することを示す証拠であるかもしれない。しかしながら、エゾモモンガでは早期に大陸集団からの遺伝的分化が生じており、エゾリス、エゾシマリスとは異なるパターンが報告されている。滑空性という特異な生態的特徴を有する樹上性のモモンガ属と、樹上性でありながら地上でも活発な活動を行うリス属および地上性のシマリス属とは環境の変化に応じた移動パターン (移動能力) に相違があったと考えられ、タイリクモモンガの場合、例えば北海道とサハリンの間に陸橋が形成された期間においても、滑空移動に要求される十分な森林環境がその陸橋上に形成されない限り分布域を広げることができず、北海道集団は早期に隔離されることになったのかもしれない。一方、疎林などの環境も利用可能なキタリス、シマリスでは集団間隔離は生じなかつたのかもしれない。

津軽海峡はおよそ10万年前の最終間氷期に形成されたと考えられており (大嶋, 1990, 1991)、キタリス、シマリス、タイリクモモンガは、おそらくこれ以前に北海道へ分布をしていたものの、ブラキストン線を越えて南方へは進出することはできなかつたのかもしれない。しかしながら、ニホンリスについては、北海道から津軽海峡経由で渡来したキタリス集団がその祖先種である可能性が否めない。本州北部から南下して分布域を拡張した過程の中で、九州へまで到達することが出来なかつたのかもしれないが、この仮説を提唱するためには、なぜキタリスのみが津軽海峡を渡って本州に南下することが出来たのかについて考慮する必要があるだろう。これは、既述の様な森林環境の変化に伴った移動分散能に関する生態学的な差異の結果であるかもしれないが、今後の検討課題である。

今後、朝鮮半島、中国、ロシア等の日本列島周辺地域からの化石証拠の検討、およびこれらの地域に現存するリス科動物の分子系統地理学的解析を詳細に行うことによって、本稿に提示した仮説の検証が

可能となり、日本産リス科動物の進化的歴史がより明らかになるであろう。

文献

- Corbet, G. B. and Hill, G. B. 1991. *A World List of Mammalian Species*. 3rd ed. 243 pp. Oxford University Press, Oxford.
- Corbet, G. B. and Hill, G. B. 1992. *The Mammals of the Indomalayan Region: A Systematic Review*. 488 pp. Oxford University Press, Oxford.
- 今泉吉典 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 196 pp. 保育社, 東京.
- Kawamoto, Y., Shotake, T., Nozawa, K., Kawamoto, S., Tomari, K., Kawai, S., Shirai, K., Morimitsu, Y., Takagi, N., Akaza, H., Fujii, H., Hagihara, K., Aizawa, K., Akachi, S., Oi, T. and Hayashi, S. 2007. Postglacial population expansion of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) inferred from mitochondrial DNA phylogeography. *Primates*, 48: 27–40.
- Kawamura, Y. 1988. Quaternary rodent faunas in the Japanese Island. *Memoirs of Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy*, 53: 31–348.
- Millien-Parra, V. and Jaeger, J.-J. 1999. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna. *Journal of Biogeography*, 26: 959–972.
- Obolenskaya, E. V., Lee, M.-Y., Dokuchaev, N. E., Oshida, T., Lee, M.-S., Lee, H. and Lissovsky, A. A. 2009. Diversity of Palaearctic chipmunks (*Tamias*, Sciuridae). *Mammalia*, 73: 281–298.
- 大嶋和雄 1990. 第四期後期の海峡形成史. 第四期研究, 29: 193–208.
- 大嶋和雄 1991. 第四期後期における日本列島周辺の海水準変動. *Journal of Geography*, 100: 967–975.
- 小野有五 1990. 北の陸橋. 第四期研究, 29: 183–192.
- 押田龍夫 1999. 日本産リス科動物の自然史とブラキストン線. 哺乳類科学, 39: 337–342.
- Oshida, T. 2006. Is there an evolutionary relict of the Japanese giant flying squirrel *Petaurista leucogenys* on the Asian Continent? *Mammal Study*, 31: 69–72.
- Oshida, T., Abramov, A., Yanagawa, H. and Masuda, R. 2005. Phylogeography of the Russian flying squirrel (*Pteromys volans*): implication of refugia theory in arboreal small mammal of Eurasia. *Molecular Ecology*, 14: 1191–1196.
- Oshida, T., Arslan, A. and Noda, M. 2009a. Phylogenetic relationships among the Old World *Sciurus* squirrels. *Folia Zoologica*, 58: 14–25.
- Oshida, T., Lin, L.-K., Yanagawa, H., Endo, H. and Masuda, R. 2000a. Phylogenetic relationships among six flying squirrel genera, inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zoological Science*, 17: 485–489.
- Oshida, T., Masuda, R. and Ikeda, K. 2009b. Phylogeography of the Japanese giant flying squirrel *Petaurista leucogenys* (Rodentia, Sciuridae): implication of glacial refugia in an arboreal small mammal in the Japanese Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 47–60.
- Oshida, T., Shafique, C. M., Barkati, S., Fujita, Y., Lin, L.-K. and Masuda, R. 2004. A preliminary study on molecular phylogeny of giant flying squirrels, genus *Petaurista* (Rodentia, Sciuridae) based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Russian Journal of Theriology*, 3: 15–24.
- Oshida, T., Yanagawa, H., Tsuda, M., Inoue, S. and Yoshida, M. C. 2000b. Comparison of the banded karyotypes between the small Japanese flying squirrel, *Pteromys momonga* and the Russian flying squirrel, *P. volans* (Rodentia, Sciuridae). *Caryologia*, 53: 133–140.
- Oshida, T., and Yoshida, M. C. 1997. Comparison of banded karyotypes between the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris* and the Japanese squirrel *Sciurus lis*. *Chromosome Science*, 1: 17–20.
- Wilson, D. E. and Reeder, D. M. 2005. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3rd ed. 2142 pp. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- 安田雅俊 2007. 絶滅のおそれのある九州のニホンリス, ニホンモモンガ, およびムササビ—過去の生息記録と現状および課題—. 哺乳類科学, 47: 195–206.

(受理: 2012年1月6日)