

東南アジア熱帯林の哺乳類（4）

押田龍夫

リス類の進化的歴史と生態—多様多彩なリス類の創出機構を考える—

はじめに

東南アジアには様々なリス類が生息している。黒色、クリーム色、灰色、褐色、縞模様、斑模様等その外観は多彩に富み、観察者を惹き付けて止まない。東南アジア産リス類の数は21属およそ90種であり（分類はまだまだ検討が必要なグループが多く、ここではおよそという表現に留めさせて頂きたい）、これだけ多くのリス類が見られる地域は世界的にも珍しい。東南アジア地域に生息するリス類の特徴とは何であろうか？まず滑空性のリス類（ムササビ類、モモンガ類）が多いこと、樹上性の種が多いこと、さらに地上性の種が少数であることを一般傾向として捉えることができる¹⁾。熱帯林・亜熱帯林が発達した東南アジアの自然環境は、樹上に生活するリス類の種分化を促した搖籃であったと考えてよいだろう。紙面が限られている上、東南アジアに生息するリス類の研究事例自体が少ないため、些か物足りない説明になってしまふが、本稿では、なぜこの様に多様なリス類が東南アジアで創出されたのか？をテーマにその進化的歴史（系統地理学的知見）および生態的特徴について記したい。

進化的歴史

東南アジアに生息するリス類を属レベルで見た場合、その分布は大きく以下の三つのパターンに分けることが出来る。主に東南アジア大陸部（インドシナ・マレー半島北部）に分布する属（ホオジロシマ

リス属、インドシナシマリス属等）、マレー半島南部・東南アジア島嶼部でのみ見られる属（クロムササビ属、スンダリス属等）、そして東南アジアに広く分布する属（タイワンリス属、クサビオモモンガ属等）である。

東南アジア島嶼部は、更新世の長い間大きな陸塊（スンダ大陸）として存在し（図1）、現在のインドシナ・マレー半島と一体であった²⁾。タイワンリス属の様に広汎に分布する属が見られる理由は、おそらくこの地史に起因するものと考えられる。そして大陸部と島嶼部において各々種分化が進行した結果、各々の地域に特有な属・種が創出されたというシナリオがまずシンプルに考えられる。ここでは筆者が長年研究対象としているタイワンリス属を例に取り上げて、本属がどの様な進化的歴史を経て現在の分布を示すに至ったのかについて、最新の知見を含めて考えてみたい。

タイワンリス属は現在15種に分類されており³⁾、重複して分布する地域が見られるものの、各々の種が特有の分布パターンを示すことが知られている。筆者らは、この内、大陸にのみ分布する3種（クリハラリス *Callosciurus erythraeus*、フィンレイソンリス *C. finlaysonii*、ハイガシラリス *C. caniceps*）とスンダ地域に分布する2種（ミケリス *C. pre-vostii*、ワキスジリス *C. nigrovittatus*）をまず選び（図1）、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てその系統関係を調べてみた。その結果、大陸産3種およびスンダ産2種は

Tatsuo Oshida : Mammals of Tropical Forests in Southeast Asia (4) Evolutionary History and Ecology of Squirrels
帯広畜産大学野生動物学研究室

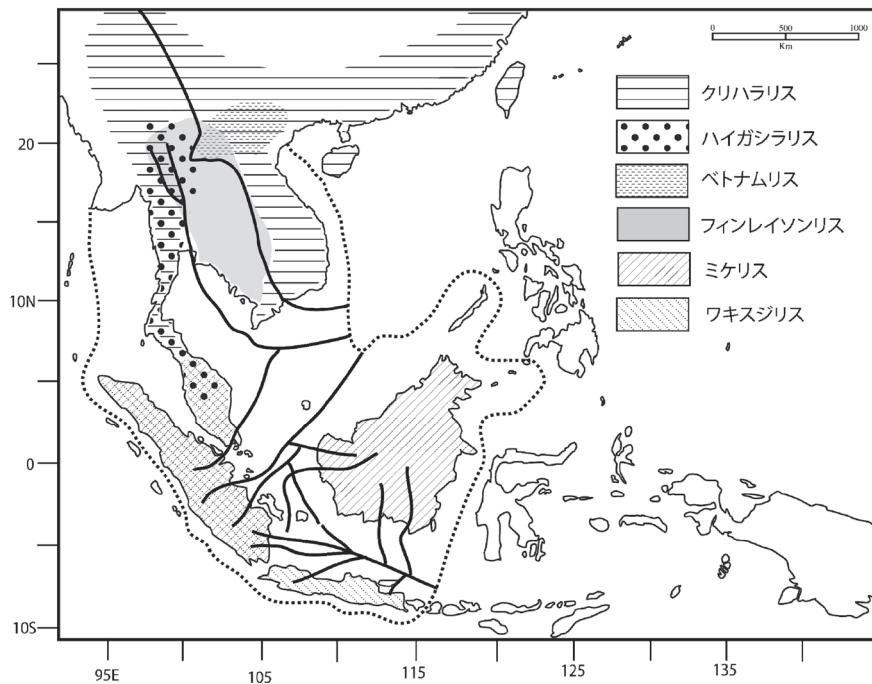


図1 東南アジアにおけるタイワンリス属5種の分布：点線はスンダ大陸の輪郭および太線は過去・現在における大河の略画である。

各々一つのグループを形成することが明らかになつたのである⁴⁾。このことから、タイワンリス属の大きな種分化は、まず大陸とスンダ域との間で生じたと考えてよいであろう。しかしながら、スンダ大陸は島嶼化と陸塊化を更新世において繰り返したと考えられ、現在の様に島嶼部として隔離されたのは、おそらく最終氷期以降のことである。タイワンリス属はこの程度の隔離効果で大きく二つの系統に分かれ十分な進化を遂げることが可能だったのであろうか？

筆者は、スンダ陸塊消失に伴った海洋化のみではなく、タイワンリス属を地理的に隔離する主因は別にあったのではないだろうか？と考えを巡らせる事になる。その結果辿り着いた一つの仮説が大河による地理的隔離効果である。スンダ大陸が存在していた更新世氷期において、幾つかの大河がその大陸上に存在していたことが示唆されている²⁾。図1に東南アジアにおける古代および現代の河川を模式的

に記したが、これらの流れを境にして大まかにタイワンリス属の二つの大きな系統および各々の種の分布が異なっていることが見て取れる。海洋化による種分化は、実はタイワンリス属進化の本質的な要因ではなく、河川による地理的隔離が第一の要因として存在し、その後に生じた（或は更新世において反復された）海洋化による地理的隔離によってさらに種分化が促進されたと考えた方が本属の進化的歴史が説明し易いのである。

河川は本当にタイワンリス属の種分化に大きな働きを担ったのであろうか？この命題をさらに追求すべく、筆者はインドシナ半島を南北に流れる大河メコン川を対象にその仮説検証を実施した。インドシナ半島の北部メコン川の東側には本属の一種ベトナムリス *C. inornatus* が生息している（本種はこの地域にのみ生息する）（図1）。一方、メコン川の西側には本属の一種ハイガシラリスが分布している（図1）。以前の研究では、ベトナムリスはハイガシ

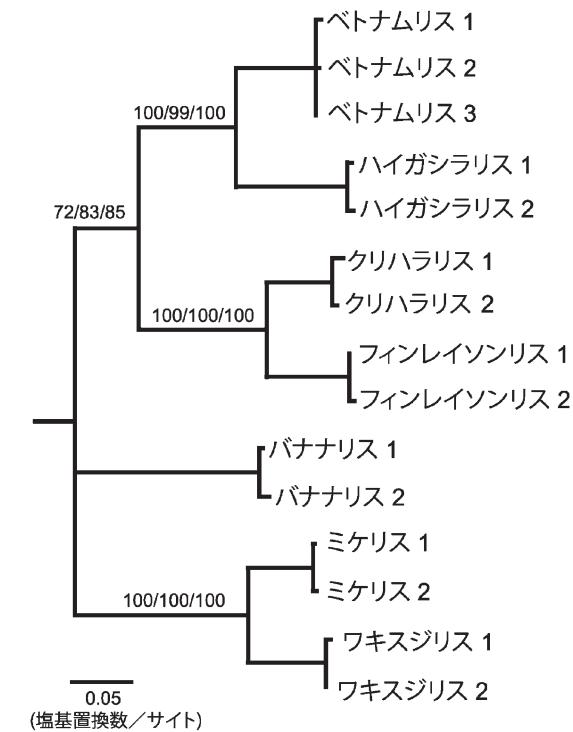


図 2 ミトコンドリア DNA チトクロム *b* 遺伝子塩基配列に基づいて得られたタイワンリス属 7種（種名の後の数字は個体番号を表す）の分子系統樹（GTR+I+Γ モデルを用いた最尤法系統樹）：枝上の数字は各々、最尤法/最節約法/近隣結合法によって得られたブーツストラップ値を表す。図の下方のバーは遺伝距離を示す。

ラリスから進化したという仮説も提示されており、メコン川による種分化を調べるには恰好の材料である。様々なタイワンリス属の中で両種が特に近縁である場合、メコン川による隔離効果によってインドシナ半島北部で種分化が生じたことが示唆される。一方、両種共に他種とより近縁であるならば、メコン川によって地理的に隔離されている 2 種ではあるが、その隔離効果は 2 種の分化とは直接的には無関係であると考えてよいであろう。どちらの仮説がより説得力があるかを検証するため、筆者はベトナムリス、ハイガシラリス、クリハラリス、フィンレイソンリス、ミケリス、バナナリス *C. notatus*、ワキスジリスのチトクロム *b* 遺伝子塩基配列を用いて系統地理学的解析を行った。その結果、ベトナムリス

とハイガシラリスはタイワンリス属の中で互いに最も近縁な関係にあり、メコン川による種分化が支持されたのである（図 2）⁵⁾。しかしながらここで一つ問題が出て来る。メコン川による隔離が両種の種分化の原因であるならば、両種の祖先種（或はどちらか一方）が分布していた地域に後からメコン川が出現し、祖先種集団が分割されたと考えなければならない。川が後から出現したというシナリオは成り立つのであろうか？これについては地史学的研究結果から、過去におけるメコン川の流れは現在とは全く異なっており、メコン川を含めたインドシナ半島の河川は経時的にその姿を変えて来たことが報告されている^{6,7)}。およそ 200~150 万年前には、タイ北部のチェンライ付近から現在のチャオプラヤ川へと繋がる河川および現在のメコン川下流域部分が分かれて存在していた。その後前者が東方へシフトすることによって現在のメコン川が形成され、この結果両種の種分化が惹起されたと考えることが出来るのである。チトクロム *b* 遺伝子塩基配列の相異に基づいて算出された 2 種の分岐年代は約 120 万年前頃であり、現在のメコン川が形成された年代と辻褄が合うことが分かったのである。

大河による隔離以外にもタイワンリス属を隔てる地史的要因はあったのであろうか？残念ながら東南アジアを舞台とした研究では、筆者はこの問い合わせに答えることが出来ない。しかしながら、東南アジアの玄関に位置する台湾において、筆者は、山脈による地理的隔離がクリハラリスの遺伝的分化を惹起することを明らかにしたことがある。台湾はその約 70% を山脈や丘陵部に覆われており、南北に走る最大の中央山脈を筆頭に五つの山脈が存在する。この山脈に隔てられた地域でクリハラリスを採集し、mtDNA のコントロール領域塩基配列を用いてその遺伝的分化を調べた結果、山脈による集団隔離効果が認められ、台湾に生息するクリハラリスは大きく 4 集団に分かれることが明らかになったのである⁸⁾。大河や山脈による種分化は、タイワンリス属が樹上生活に適応したグループであり、地表を長時

◎海外森林・林業講座◎

間移動する様な習性を持たないこと、そして森林限界を超えた高山帯等には分布出来ないこと等、森林に常時依存しなければならないという生態的制約の中に原因があるものと筆者は考えている。東南アジアにおける森林の変遷と樹上性リス類の進化史との関係は今後の興味深い研究課題である。

ところで、より樹上生活へと特化した滑空性リス類の進化的歴史はどうであろうか？実はこれらを対象とした系統地理学的研究は筆者らの研究グループで進行中の課題であり、まだ総体的な結論が得られていない。しかしながら、本稿ではこれまでに得られた知見を少し紹介してみたい。

筆者は滑空性リス類の属レベルでの進化的歴史を明らかにするために、チトクロム β 遺伝子塩基配列を用いて、クサビオモモンガ属（東南アジアに広く分布）、モモンガ属（ユーラシア大陸北部一帯・日本に分布）、ムササビ属（東南アジア、東アジア、南アジア、西アジアに広く分布）、ケアシモモンガ属（東南アジアと東アジアに分布）、およびアメリカモモンガ属（北米に広く分布）の系統関係を解析したのであるが、その結果、東南アジアのクサビオモモンガ属は、同じく旧世界に分布するムササビ属、モモンガ属、ケアシモモンガ属ではなく、新世界に分布するアメリカモモンガ属に近縁であることが示唆された⁹⁾。クサビオモモンガ属とアメリカモモンガ属は大陸が分かれる以前に存在したと考えられる共通の祖先から進化したことが示されたのである。

また、筆者が継続しているムササビ属の属内系統関係に関する研究から、東南アジア産のリス類は分類そのものが未だに不十分であることが示されている。例えば、ベトナム産とスマトラ島産のシロフムササビ（写真1）の遺伝的相異は大きく、別種であると考えた方が妥当かもしれない¹⁰⁾。東南アジア産リス類の分類学的検討は今後の大変な課題である。

生態学的研究

東南アジアにおけるリス類の生態学的研究事例は



写真1 ベトナムのシロフムササビ（仮剥製標本）

多くはないが、それでも書き連ねると相当の頁数となってしまう。そこで本稿では、東南アジアのリス類が森林資源をどのように利用しているのか？という点に焦点を絞り、森林のニッヂェ利用、採食・営巣資源に関する知見について述べることにする。

ボルネオ島の熱帯林では森林の垂直分布に沿って多様な環境が存在し、これに応じたリス類のニッヂェ分割が報告されている。同時に昼夜の違いによる時間ニッヂェの分割も知られている^{2,11)}。昼間では樹上性リス類のニッヂェ分割が見られ、森林の高所は大型のクリームオオリス *Ratufa affinis*、ミケリスによって、中程度の高さの部分は中型のウマオスンダリス *Sundasciurus hippocurus*、バナナリスによって、さらに低い部分は小型のボルネオコビトリス *Exilisciurus exilis*、チビオスンダリス *Sundasciurus lowii* によって主に利用される。一方夜間では滑空性リス類のニッヂェ分割が見られ、高所は大型のオオアカムササビ *Petaurista petaurista*、クロムササビ *Aeromys thomasi*、中程度の高さは中型のアカハラモモンガ *Iomys horsfieldii*、低所は小型のオレンジクサビオモモンガ *Hylopetes lepidus*、ホースコビトモモンガ *Petaurillus hosei* が各々利用する。

この様に昼夜共に、大型種は高所、小型種は低所を利用するという傾向が認められるが、これは利用する採食資源と密接に関連している。東南アジアの



写真2（左）ベトナムのCuc Phuong国立公園に架設した巣箱：幹の縦裂を利用して4m程の高さに架設した。

写真3（中央）ベトナムのCuc Phuong国立公園で撮影したクサビオモモンガ属（種は不明）。

写真4（右）クサビオモモンガ属が営巣していた巣箱（ベトナムのCuc Phuong国立公園）。巣材は主にバウヒニア属の葉であった。

リス類の採食資源は果実、種子、芽、樹皮、樹液、節足動物等であるが、大型のオオリス類やミケリスは大きな果実を採食するため、これらが実る高木の樹冠部を利用する。一方、樹液や樹皮等をよく利用する小型のスンダリス類等は低い部分を利用するのである。利用する採食資源が森林内のどの階層に多く存在するのかによってリス類の垂直分布が大雑把に決定されている訳である。森林の垂直構造に起因したニッヂェ分割が見られるのはボルネオ島のみではない。マレー半島においても同所的に生息する3種のタイワンリス属でニッヂェ分割が存在し、ワキスジリスは高木の多い森林を、バナナリスは中程度の高さの樹が多い森林を、そしてハイガシラリスは低木が多い森林を各々利用することが報告されている¹²⁾。東南アジアにおいて多様なリス類が創出された鍵は、河川や海洋による地理的隔離効果に加えて、この垂直空間副の広さに基づく利用資源の多様性にあるのかもしれない。

樹上に生息するリス類は、採食資源のみならず営巣資源としても樹を利用する。東南アジアのリス類では営巣資源に関する詳細な研究は行われていないが、台湾におけるクリハラリスの研究事例では、ラ

グビーボール状の巣を樹上に造ることが知られている。巣は2層構造になっており、外層は小枝や葉等を材料に造られ、内層はヤシ類の樹皮等を細かく噛み裂いた巣材から成る¹³⁾。大きさは75×50×35cm¹⁴⁾で、巣の中心部には15cm径の空間が存在し、ここがリスの休憩場所兼寝室となる。一個体が複数の巣を持ち、同じ巣を長期間使うことはない¹³⁾。

滑空性リス類の営巣資源についても東南アジアでの研究事例は少なく、マレーシアにおいて、オレンジクサビオモモンガやケムリモモンガ *Pteromyscus pulverulentus* が樹洞に営巣することが報告されている¹⁵⁾。台湾においては、カオジロムササビ *Petaurista alborufus lena* およびインドムササビ *Petaurista philippensis grandis* で詳細な知見が報告されている。カオジロムササビではニイタカトドマツ *Abies kawakamii*、タイワンヒノキ *Chamaecyparis formosensis*、タイワンシロマツ *Pinus taiwanensis*、チュウゴクツガ *Tsuga chinensis* 等の樹洞を巣として利用する¹⁶⁾。樹洞の中には10-20cmの長さの短冊上に噛み裂かれた巣材が充填され、材料は主にタイワンヒノキやチュウゴクツガ等の樹皮である¹⁶⁾。インドムササビはアカハダクスノキ *Beilschmiedia*

◎海外森林・林業講座◎

erythrophloia, アラカシ *Quercus glauca* 等の樹洞に営巣する¹⁷⁾。巣材はカオジロムササビと同様短冊状に噛み裂いた樹皮である。筆者の研究グループは、ベトナム北東部の Cuc Phuong 国立公園に巣箱を架設し（写真 2），樹洞利用性リス類の営巣行動調査を試みたのであるが、クサビオモモンガ属（残念ながら種の特定は出来なかった）の巣箱利用を確認することが出来た¹⁸⁾。巣箱内にはマメ科のバウヒニア類の枯葉が詰め込まれており、クサビオモモンガ属（写真 3）が巣材として葉を利用することが初めて明らかになったのである（写真 4）。

東南アジアの森林に生活する樹上性・滑空性のリス類は、森林に分布する資源を各々巧みに利用し、餌、巣、巣材を賄っている。一種が多くの資源を利用するが、ニッヂェの垂直分割等の特徴から鑑みて、特定の種のみが利用する資源も存在すると考えられ、生態学的興味は尽きない。筆者はベトナムの熱帯林を調査地として今後の研究展開を考えている。

終わりに

東南アジアに生息する多様多彩なリス類は、二次元的イベント（大河による地理的隔離や海洋形成による陸塊の島嶼化等の地歴的イベント）と三次元的イベント（森林利用ニッヂェの垂直分布に従った棲み分け等の生態的イベント）の双方が要因となり、異所性および同所性の両面から創出されたことが考えられる。そして各々の種が特有の分布域と分布空間を持ち、その地域と空間に存在する森林資源を、餌・巣・巣材として十分に活用しているのである。

筆者は、東南アジアのリス類を進化生態学を考える上での恰好のモデル集団であると捉えており、本結論の妥当性をより明確にするためにも今後も東南アジアのリス類の研究を続けて行きたいと考えている。

- 〔参考・引用文献〕 1) Gurnell, J. (1987) The Natural History of Squirrels. Christopher Helm Ltd. 2) MacKinnon, K. et al. (1996) The Ecology of Kalimantan. Periplus Editions Ltd. 3) Wilson, D.E. and Reeder, D.M. (2005) Mammal Species of the World 3rd ed. The Johns Hopkins University Press. 4) Oshida, T. et al. (2001) Mammalia, 65 : 473-482. 5) Oshida, T. et al. (2011) Italian Journal of Zoology 78 : 328-335. 6) Hutchinson, C.S. (1989) Geological Evolution of Southeast Asia. Clarendon Press. 7) Attwood, S.W. and Johnston, D.A. (2001) Biological Journal of the Linnean Society 73 : 23-41. 8) Oshida, T. et al. (2006) Journal of Mammalogy 87 : 247-254. 9) Oshida, T. et al. (2004) Canadian Journal of Zoology 82 : 1336-1342. 10) Oshida, T. et al. (2010) Mammal Study 35 : 85-91. 11) MacKinnon, K. (1978) Malaysian Nature Journal 30 : 593-608. 12) 田村典子 (2011) リスの生態学. 東京大学出版会. 13) Ci, W-L. (1998) Mammals of Taiwan : an Illustrated Handbook for Field Exploration. Big Tree Culture Ltd. 14) Chang, W-F. (1988) Council of Agriculture (Taiwan), Forestry Series 17 : 3-6. 15) Muul, I. and Liat, L.B. (1974) Journal of Mammalogy 55 : 393-400. 16) Chang, W-F. (1985) Council of Agriculture (Taiwan), Forestry Series 2 : 45-68. 17) Lee, P-F. et al. (1986) Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica 25 : 113-124. 18) Kato, A. et al. (2012) Russian Journal of Theriology 10 : 59-64.