

論 説

グリソン類（イタチ科，食肉目）の分類の現状

荻野慎太郎

京都大学霊長類研究所 系統発生分野

Review on fossil records and classification of grisons (Mustelidae, Carnivora)

Shintaro Ogino

Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484-8506, JAPAN (ogino@pri.kyoto-u.ac.jp)

Abstract. This paper reviews recent knowledge on the taxonomy of fossil galictine mustelids (Carnivora, Mammalia). Since the dawn of the Late Cenozoic, the mustelids have adapted to a wide range of habitat such as tropical forest to even in ocean, and now live in every continent except Australia and Antarctica. Extant galictines consist of only two genera, *Galictis* and *Lyncodon*, in Central and South Americas, forming a minor group. However, in past, fossil galictines were distributed in the whole Northern Hemisphere. Although galictine mustelids adapted to a broad range of land habitat area from the earliest Miocene into the Pleistocene, Eurasian species become extinct during the Pleistocene. Historical studies on this taxa would add further classification on the change of paleobiogeography in Eurasian and North American mammal faunas.

Key words: Galictinae, grison, Mustelidae, Neogene, paleobiogeography

はじめに

250 種を超えるとされる現生の食肉目（哺乳綱）うち 2 割以上の種数を占めるイタチ科は、漸新世前期に出現して以降オーストラリアおよび南極以外の各大陸に分散し、熱帯林から乾燥地帯、果ては海上に至るまでさまざまな地域に適応してきた。イタチ科に属するグリソン類は、現生において中米から南米大陸北部の森林や開けた土地に生息するグリソン（*Galictis vittata*）とヒメグリソン（*G. cuja*）、そしてパンパヤパタゴニアに生息するグリソンモドキ（*Lyncodon patagonicus*）の 2 属 3 種が知られている。現生のグリソン類は主に小型の脊椎動物や無脊椎動物、果実などを餌とし、イタチ科のなかでは食性に占める肉食の割合が比較的高いことが知られている。外見は典型的なイタチ型の形態を有し、胴長で前後脚が短い、特に現生グリソン類は尾が短い点の特徴である。サイズはグリソンが体長 500 mm 前後、体重が 1.4~3.3 kg とテン属のキエリテン（*Lamprogale flavigula*）に近く、ヒメグリソンはそれよりもやや小さい。グリソンモドキはさらに小型で、体長 300 - 350 mm、体重 0.4~1.4 kg でイタチ属のチョウセンイタチ（*Mustela sibirica*）とほぼ同大である。

現生のグリソン類はわずか 3 種しかおらず、さらに分布が中南米に限られているために日本ではあまり馴染みのない分類群といえる。しかし、グリソン類は中新世から更

新世にかけて、ヨーロッパ、北米、アジアの比較的高緯度の森林地帯に広く分布していた（図 1）。さらに、Ogino and Otsuka（2008）は中期更新世の北部九州および中国周口店で産出する「カワウソ類」化石を再検討し、これらがグリソン類であることを報告し、新属 *Oriensictis*（タイプ種 *O. nipponica*）を設立して再記載した（図 2）。この報告により、40 万年ほど前までは日本列島や東アジアにもこの仲間が広く分布していたことが明らかとなった。この日本産グリソン（和名：ニホングリソン）の記載を機に、日本ではあまり知られておらず、現生では中南米にしか生息していないこの分類群に関する知見をまとめ紹介する。

イタチ科の分類

グリソン類が含まれるイタチ科は 50 種以上からなる小型～中型の肉食動物のグループで、Simpson（1945）は、現生種をイタチ亜科（Mustelinae）、アナグマ亜科（Melinae）、ミツアナグマ亜科（Mellivorinae）、カワウソ亜科（Lutrinae）、そしてスカンク亜科（Mephitinae）の 5 亜科に分類し、さらに絶滅した Leptarctinae 亜科を加わるとした。Bryant *et al.*（1993）は、現生のイタチ科の頭骨形態による分岐学的解析を行い、分岐図を描いた（図 3a）。この図においてアナグマ亜科（図 3a 中の黒丸）が多系統を示しているのは、アメリカアナグマ（*Taxidea*）

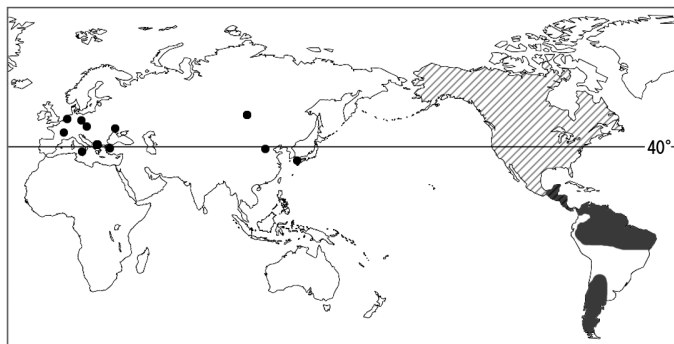


図1. グリソン類の分布域。黒丸、ユーラシア地域における産出地点；斜線、北米のグリソン類の分布域；グレー、現生グリソン類の分布域。

とイタチアナグマ (*Melogale*) の形態がユーラシアに生息するアナグマ (*Meles*) と大きく異なるためである。また、イタチアナグマは現生のどの亜科の形態学的特徴とも異なり、上顎の P4 や M1, 頭骨の矢状稜はどちらかというところ中新世に絶滅した Leptarctinae に近い。北米産イタチ類化石を網羅的に研究した Baskin (1998) はさらに原始的な Mustelavinae と Oligovuninae をイタチ科に含めると共に、ミツアナグマやグリソンを含めた 3 族をイタチ亜科 (Mustelinae) に、カワウソ族やアメリカアナグマ族など 4 族をアナグマ亜科 (Melinae) に含め、現生種を大きく 2 亜科に分類している (図 3b)。現生食肉類の分類を総説としてまとめた Wozencraft (2005) は、近年の分子系統解析の結果をふまえ、イタチ科をカワウソ亜科とイタチ亜科の 2 亜科に分類している。

これとは別に、近年の分子系統の研究からスカンク類を科として独立させイタチ科から外すことや、イタチ亜科内ではテン類 (*Martes* group) とイタチ類は側系統群を形成することが示され (例えば Sato *et al.*, 2004; Flynn *et al.*, 2005; Rozhnov *et al.*, 2006; Yonezawa *et al.*, 2007; Koepfli *et al.*, 2008 など)、現在この考えは広く受け入れられている。図 3c にはグリソン類を含むイタチ科の分子系統解析の一例 (Rozhnov *et al.*, 2006) を示す。

現生のイタチ科の分類においては、グリソン類は主として Simpson (1945) の分類体系に代表されるようにイタチ亜科に分類されており、グリソン類を亜科としてまとめた Galictinae (= Grisoninae) や、族としてまとめた Galictini という分類は一般に用いられていない。これはグリソン類自体が現生で 3 種しか知られていないことが理由の一端にあると思われる。

形態学的手法に基づくイタチ科の分類は、これまで大まかに全体像を見た場合においても研究者間の統一的な分類体系が構築されていなかった。分類学上の混乱は、イタチ類の種数が多いことや、肉食の強い種から雑食に至る種まで幅広い食性に分化しているためであると考えられる。図 4 では Radinsky (1981) による食肉目の頭骨形態を用いた主成分解析の結果 (図 4a) と、Ogino (2007)



図2. 化石資料に基づく *Oriensictis nipponica* (ニホングリソン) の復元図 (荻野原図)。

によるイタチ科の歯列計測値を用いた主成分解析の結果 (図 4b) を比較した。いずれの図においても横軸がサイズ、縦軸が食性によって特徴付けられており、第一象限に歯列や顎部の発達した肉食傾向の強い種、第三象限にやや華奢な形態を有する雑食性の種がプロットされている。形態学的多様性の観点から見た食肉目とイタチ科との関係は、一見してわかるように目レベルの多様性を科レベルに縮小したようなフラクタル (自己相似的) な関係にあると言える。食肉目においてもイタチ科においても、伝統的な系統分類は形態学的特徴により議論されてきたが、既に述べたとおり近年の分子系統学的解析は従来の系統関係と大きく異なる結果を示し、形態の「類似性」で正確な系統的類縁関係を追うことは極めて困難である (図 3a および c)。とはいえ、今後も分子系統学的研究の及ばない化石種の系統分類では形態解析に頼らざるをえない。イタチ科内で起こっている多様化と収斂は、形態学的な分類を行う上で混乱を伴うため、系統関係の議論の終着までには、長い道のりが続いていくことが予想される。

グリソン類の分類

グリソン亜科, グリソン族

グリソンの仲間を最初に分類したのは Pocock (1921) である。Pocock はイタチ科の中にグリソン亜科 Grisoninae を設立し、グリソン (*Galictis vittata*) とヒメグリソン (*Grisonella cuja*) をこの亜科に分類した。Lyncodon については同じ論文で別亜科の Lyncodoninae を提唱し、*L. patagonicus* (グリソンモドキ) 1 属 1 種をそ

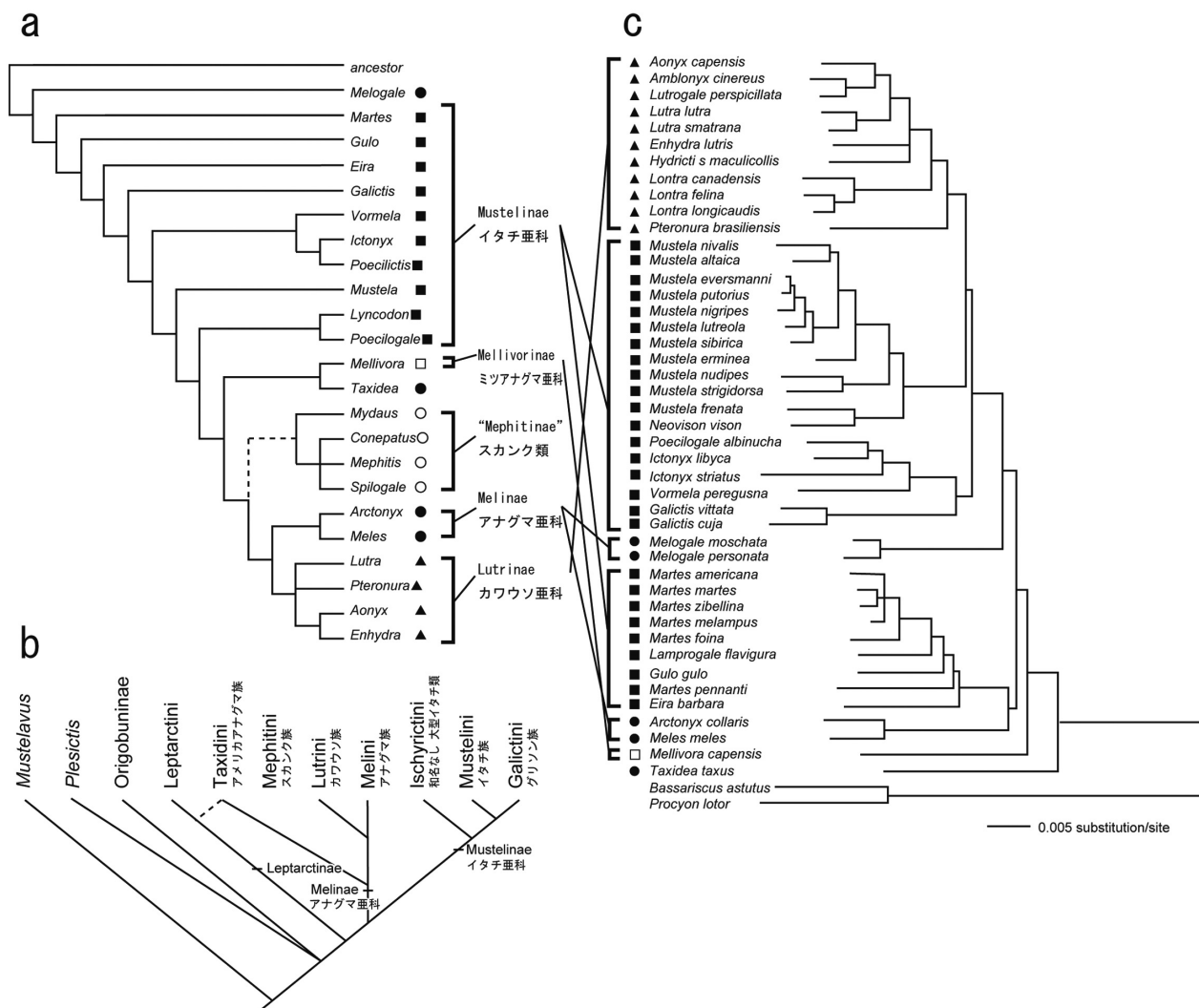


図3. a, 頭骨形態に基づくイタチ科の分岐図 (Bryant *et al.*, 1993); b, 歯列形態に基づく北米産イタチ類の分岐図 (Baskin, 1998); c, 分子系統学的解析に基づく分岐図 (Koepfli *et al.*, 2008). 黒四角, イタチ亜科; 白四角, ミツアナグマ亜科; 黒丸, アナグマ亜科; 三角; カワウソ亜科; 白丸, スカンク類.

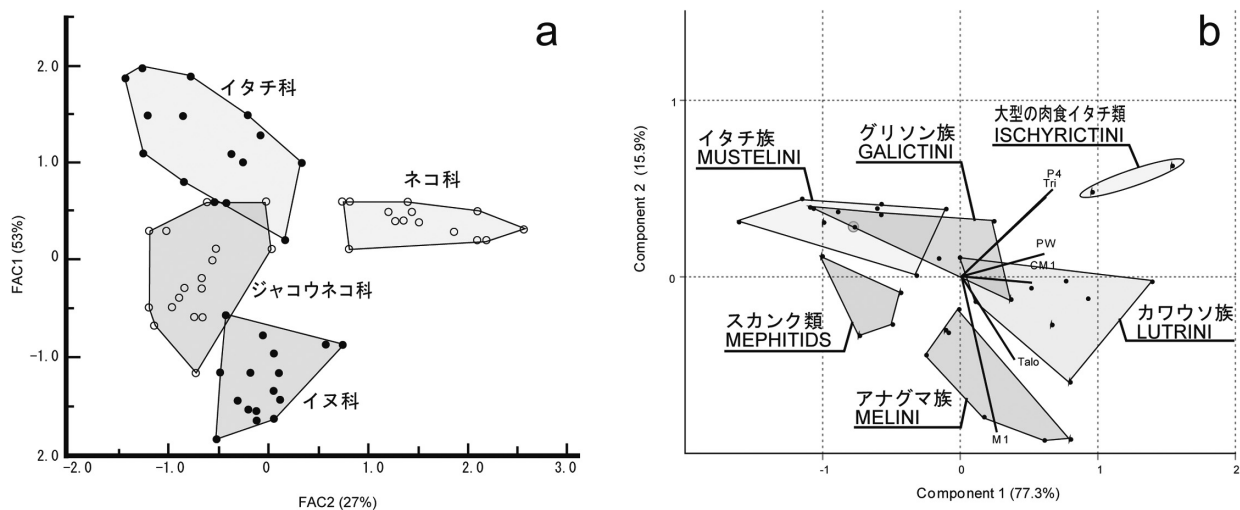


図4. 主成分分析による肉食哺乳類の食性の傾向. a, Radinsky (1981) による食肉目の頭骨形態に基づく主成分分析; b, Ogino (2007) によるイタチ科の歯列形態に基づく主成分分析.

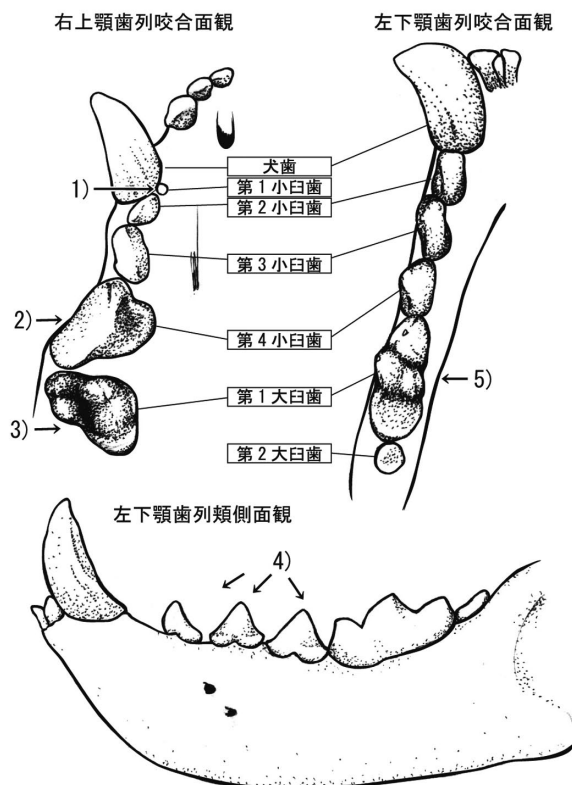


図5. グリソン類の歯列形態の特徴。各番号は本文を参照。

の亜科に含めたが、現在この亜科は一般に用いられず、*Galictis* と同じグリソン亜科にまとめられている。

しかしながら、二十世紀半ば以降、現生の3種のグリソン類は Simpson (1945) や Novak (1991) などに代表されるようにイタチ亜科 (Mustelinae) に分類されてきている。一方で絶滅したグリソン類は、形態学的特徴によって亜科または族としてイタチ亜科と区別されており、現生のイタチ類研究者と化石のイタチ類研究者の間には分類単位の認識の違いが見られる。

化石グリソン類の分類について Pilgrim (1933) は、ヨーロッパで見つかっている化石属 *Trochictis*, *Pannonictis*, そして *Enhydriactis* を現生属であるグリソン (*Galictis*) やタイラ (*Eira*) の近縁種であることに言及したが、亜科レベルでの議論は行われていない。Schreuder (1935) は Pocock (1921) の見解を認め、ヨーロッパの化石属 *Trochictis*, *Pannonictis*, そして *Enhydriactis* をグリソン亜科 (Grisoninae) としたが、タイラについてのみ上顎第4小白歯 (P4) の舌側に歯帯が発達しないことから、これをグリソン類と認めなかった。Reig (1957) は、現生の *Galictis* と *Lyncodon*, 北米大陸から発見されている化石属 *Cernictis*, *Lutravus*, *Trigonictis*, そしてユーラシア産の化石属 *Pannonictis* と *Enhydriactis* を、包括的に再定義したグリソン亜科に含めた。

さらに北米の化石グリソン類 *Trigonictis* と *Sminthosinus*

を記載した Bjork (1970) は、グリソン亜科の定義を修正し、以下のような特徴を再定義した。1) 上顎第1小白歯 (P1) が存在する、2) P4 の咬合面観が三角形をなし、舌側後方の歯帯にある突起 (ハイポコン) が見られる、3) 上顎第1大臼歯 (M1) は3歯根で唇側からメタコンにかけての歯帯が縮小する、4) M1 プロトコン稜がくびれをとる、5) M1 にメタコニクルがみられる、6) 下顎小白歯には副咬頭がない、7) 下顎第1大臼歯 (m1) は発達したトリゴニッドをもちメタコニッドがやや小さく、タロニッドが盆地状になっている (図5)。

一方、グリソン類を単系統として認識しているものの、分類上はイタチ亜科に含めている研究者もいる。イタリア産の化石グリソン類を記載した Ficcarelli and Torre (1967) や、ドイツ産のグリソン類化石を記載した Morlo and Kundrát (2001) がこれに該当する。彼らはそれらグリソン類化石を、イタチ亜科として記載している。ユーラシア産の *Pannonictis* と *Enhydriactis* については、形態学的共通点が多いことから *Pannonictis* を *Enhydriactis* の新参異名とする主張 (Bjork, 1970) もある。

北米産のイタチ科化石をまとめた Baskin (1998) は、絶滅したグリソン類4属 (*Cernictis*, *Lutravus*, *Trigonictis*, *Sminthosinus*) をグリソン族 (Galictini) とし、以下の特徴をもってこの族を定義した：小型のイタチ類で深い顎をもち、小白歯列は詰まって配列している、1) p1 は見られない、2) P4 は原始的な形質を保持し、小さいプロトコンと舌側に狭い棚状の歯帯がみられる、3) M1 はハイポコンの発達とプロトコンとメタコンの間に離れている、4) m1 のトリゴニッドは外側に開いていて、鋭くブレード状に発達している、5) m1 タロニッドは、メタコニッド-ハイポコニッド間に伸びる歯帯を伴い、盆地状になっている、6) ハイポコニッドは小さいくびれによってプロトコニッドから隔てられている (1~5 は図5に対応)。Baskin はさらに Ray *et al.* (1981) が *Trigonictis* とタイラ (*Eira*) の近縁性に触れたことについて、タイラ (*Eira*) は上顎歯列形態からイタチ族 (Mustelini) のテン類に近いことを述べて、その近縁性を否定している。タイラ (*Eira*) をグリソン類としない考えは、上述の Schreuder (1935) と同様の見解である。

以上、グリソン類の亜科ないし族レベルでの分類を概観したが、実際のところ、この分類群の扱い方は研究者それぞれで異なるといわざるを得ないのが現状である。

化石グリソン類8属について

グリソン類を含むイタチ科は新生代半ばから後半にかけて極めて多様化し、放散経路も複雑化した。Baskin (1998) はこの時代のユーラシア大陸-北米大陸間のイタチ科の移入・移出イベントは21回に上ると見積もり、グリソン類においても同様に新旧大陸間の交流が活発に行われていたと考えられる。Bjork (1970) や Baskin (1998) によると、グリソン類の化石記録は前期中新世の

表 1. グリソン類 10 属の産出年代, 分布地域, および各属の種数.

Genus	Age	Distribution	Included species	Reference
Nearctic genera				
<i>Lutravus</i>	Late Miocene	North America	<i>L. holli</i>	Baskin (1998)
<i>Cernictis</i>	Middle Pliocene	North America	<i>C. hesperus</i>	Baskin (1998)
<i>Trigonictis</i>	Pliocene – Pleistocene	North America	<i>T. macrodon</i> , <i>T. cooki</i>	Baskin (1998)
<i>Sminthosinus</i>	Pleistocene	North America	<i>S. bowleri</i>	Baskin (1998)
<i>Galictis</i>	Recent	Central and South America	<i>G. vittata</i> , <i>G. cuja</i>	Wozencraft (2005)
<i>Lyncodon</i>	Pleistocene – Recent	Central and South America	<i>L. patagonicus</i>	Wozencraft (2005)
Paleoarctic genera				
<i>Trochictis</i>	Miocene	Europe	<i>T. deperetti</i> , <i>T. artensis</i> , <i>T. carbonaria</i>	Bjork (1970)
<i>Enhydriactis</i>	Pleistocene	Europe	<i>E. ardea</i> , <i>E. galictoides</i>	García <i>et al.</i> (2008)
<i>Pannonictis</i>	Late Pliocene	Europe and Central Asia	<i>P. pliocaenica</i> , <i>P. pilgrimi</i>	García <i>et al.</i> (2008) and
	– Early Pleistocene		<i>P. nestii</i> , (<i>P. pachygnatha</i>)	Sotnikova <i>et al.</i> (2002)
<i>Oriensictis</i>	Middle Pleistocene	East Asia	<i>O. nipponicus</i> , <i>O. melina</i>	Ogino and Otsuka (2008)

Burdigalian (20 ~ 16.5 Ma) のヨーロッパ産 *Trochictis* が最も古く、後期中新世には北半球各地へ放散していたと考えられている。そして鮮新世以降、更新世までにはアフリカとオーストラリア、南極を除く地域で 8 属が報告されている。そのうち 1 属 1 種として知られているものが 3 属見られる (表 1)。更新世以前の標本は断片的なものが多く、ほとんどが不完全な歯列の記載による同定である。基本的な歯式は I 3/3, C 1/1, P 3-4/3, M 1/2 で、口吻部が極端に短縮した一部の属には P1 がなく、現生の小型属 *Lyncodon* には P1, P2, および m2 がない。いずれの種も肉食に適応した形態を有し、口吻部が短く頬歯列の歯隙がみられない。先に述べた Baskin (1998) による族の定義に加え、上顎歯列が見つかったものに関しては、犬歯唇側面に発達した溝が見られる点、P4 舌側後方へ伸長する歯帯に咬頭 (ハイポコーン) がみられる点がグリソン類すべてに共有される形質である。

表 1 は現在記載されているグリソン類の属を網羅したものである。ユーラシア大陸からは *Trochictis*, *Pannonictis*, *Enhydriactis*, そして *Oriensictis* の 4 属が報告されているが、これらは全て絶滅した属で、前期中新世のヨーロッパに *Trochictis* が出現し、地中海地域では *Enhydriactis* が後期更新世まで生存していた。*Enhydriactis ardea* を除き現生種に比べ大型である。アメリカ大陸の化石種はすでに述べたとおり *Cernictis*, *Lutravus*, *Trigonictis*, そして *Sminthosinus* の 4 属が知られているので、これに現生種の *Galictis* と *Lyncodon* を加えた 10 属がグリソン類に含められている。

しかしながら、これらの化石種の中には分類上の位置づけが一致していない種もみられる。Pilgrim (1933) は、形態学的比較により最も古い化石種の *Trochictis* と鮮新世 – 更新世のユーラシア大陸に分布していた *Enhydriactis* や *Pannonictis* との近縁性について言及し、Repenning (1967) や Bjork (1970) も *Trochictis* をグリソン亜科 (Grisoninae) に分類したが、Simpson (1945) は *Trochictis* をアナグマ亜科 (Melinae) に分類し、Ginsburg and Morales (2000) は形態学的検討から原始的なアナグマ類 (Promeline) の

一種とした。*Trochictis* は P4 の咬合面観が三角形で m 1 タロニッドの盆地が形成されているためグリソン類であることが支持できる。しかしながら *Trochictis* の生存期間 は中新世の 20 Ma から 5 Ma にかけてと極めて長期間であり、また形態学的特徴も種間で異なるため、今後再検討が必要とされる分類群であると言えよう。

ヨーロッパや中央アジアなどから報告されている *Pannonictis* は鮮新世に生息していた大型のグリソン類である。*Pannonictis* はこの時代のユーラシア大陸の北部に分布する動物群を構成する代表的な要素で、生息環境は森林と考えられる。*P. pliocaenica*, *P. pilgrimi*, *P. nestii*, そして *P. pachygnatha* の 4 種が知られている。このうち、鮮新世のトランスバイカル地域で報告されている *P. pachygnatha* は Teilhard de Chardin and Leroy (1945) がテン類 “*Martes pachygnatha*” として下顎骨を記載したものと同種と考えられるが、詳細な検討は行われていない。

後期鮮新世から更新世の地中海地域を中心に *Enhydriactis* が報告され、*E. galictoides* と *E. ardea* の 2 種が知られている。イタリアのサルディニア島から報告された *E. galictoides* は Pilgrim (1933) が頭骨の形態からカワウソ類のような水生適応者であった可能性を指摘したが、Bate (1935) が四肢骨の形態学的研究を行い、陸生であったと結論付けた。*Enhydriactis* の上顎犬歯、P4, M 1 や下顎歯列の形態学的特徴はグリソン類のものであるが、*E. galictoides* には P1 がない。*E. ardea* はほとんどの化石グリソン類が大型である中で比較的小さく、現生種のグリソン (*Galictis vittata*) に近いサイズである。

García *et al.* (2008) はこれらユーラシア大陸のグリソン類の代表的な 2 属 *Enhydriactis* と *Pannonictis* の地質学的な分布について詳細な検討を行った。*Enhydriactis* と *Pannonictis* の最も古い産出はいずれも 4 Ma 前後で、ヨーロッパおよびモンゴルから報告され (Morlo and Kundrát, 2001; Sotnikova *et al.*, 2002), 地中海地域では後期更新世まで *Enhydriactis* が存在していたことが確認されている (Abbazzi *et al.*, 2005)。Sotnikova *et al.* (2002) や García

et al. (2008) によりアジア地域において *P. pachygnatha* が報告されている一方で, Jin *et al.* (2000) は中国の泥河湾および周口店第 18 地点から産出する同種を *Martes pachygnatha* とし, Qiu *et al.* (2004) はこれらを *Eirictis pachygnatha* としている. このように, 中国大陸の鮮新世—更新世のグリソン類の分類は依然, 不明瞭な状態である.

Oriensictis は中期更新世の東アジア地域から 2 種 (*O. melina* と *O. nipponica*) が報告されている (Ogino and Otsuka, 2008). この 2 種はかつて Pei (1934) および Naora (1968) によってカワウソ属 (*Lutra*) として記載されており, 中国の周口店第一地点産 “*Lutra melina*” と, 日本の北部九州の松ヶ枝洞窟産 “*L. nipponica*” が再検討されたものである. P4 プロトコーンが発達し頬舌径が他の属に比べ大きい点, M1 遠心のくびれが強い点, 下顎 m1 の頬側に歯帯がみられないなどの特徴からカワウソ類ではなくグリソン類であることが明らかとなった. *Oriensictis* はグリソン類の中でも口吻部の短縮が特に著しく, 上顎裂肉歯の頬舌幅が非常に広い.

アメリカ大陸から報告される化石グリソン類については, Baskin (1998) がグリソン族 (Galictini) として 4 属をまとめている. *Lutravus* は後期中新世から *L. holli* 1 種が報告されている. Gazin (1934) によって *L. idahoensis* および *L. cooki* とされた標本は, Zakrzewski (1967) によって *Trigonictis* に同定された. したがって本属は *L. holli* 1 種が見つかったのみである. 形態学的特徴は以下のとおりである; 上顎犬歯前方側面にはグリソン類固有の特徴である溝がある; P1 がある; 下顎第 4 小臼歯 (p4) の主咬頭後方には副咬頭が見られない; m1 メタコニッドが縮小している. これらの特徴から, *Lutravus* はグリソン類であると考えられる. 一方, Tseng *et al.* (2007) は, *Lutravus* の類縁関係について分岐学的な検討を行った結果, *Mionictis* とともにカワウソ類のクレードに含まれるとした. Tseng *et al.* (2007) はその発表の中で北米の *Lutravus* とヨーロッパの前期中新世から知られている *Dehmictis* との類縁関係を示した. Ginsburg and Morales (2000) はこの *Dehmictis* をアナグマの祖先とし, Promeline という原始的なアナグマ類の分類群に含めている. 中新世のグリソン類の分類は標本自体が少ないために, 現在も分類学的混乱は続いている.

カリフォルニアの中期鮮新世からは *Cernictis hesperus* (Hall, 1935) が報告されている. 発見されている標本は下顎骨と下顎歯列のみである. 形態的特徴は以下のとおりである: p4 は主咬頭後方に副咬頭を持つ; m1 は p4 と比較するとやや小さく, ハイポコニッドが鋭い; m1 のタロニッドは盆地状になっているが, *Trigonictis* に比べると盆地の形成が弱い.

Cernictis に見られる p4 主咬頭後方の副咬頭の存在はイタチ類において原始形質であると考えられるが, 筆者がこれまで検討してきたグリソン類はいずれもこの副咬頭を持たない. 下顎歯 p4 と m1 のみで比較検討を行うのは困

難であるが, *Cernictis* の p4 が主咬頭後方に副咬頭を持ち, タロニッドが比較的発達していることから, 分類上テン属 (*Martes*) に含まれる可能性を否定できない.

Trigonictis は北アメリカ各地から報告されている鮮新世—前期更新世のグリソン類である. これまでに 4 種程度の記載が行われ, タイプ種として固定された種は *T. kansasensis* (Hibbard, 1941) であったが, 現在 *T. kansasensis* と *T. idahoensis* は *T. macrodon* の新参異名とされ, *T. macrodon* と *T. cooki* の 2 種が有効とされる (Ray *et al.*, 1981). 形態学的には P1 がない点, P4 は頬舌径がやや狭く, 華奢である点が *Trigonictis* の特徴である.

Qiu (2003) は, 後期鮮新世以降に出現するアメリカ大陸の *Trigonictis* と同時期のユーラシア大陸の *Pannonictis* が同属である可能性を示唆し, *Pannonictis* が古参異名であることに言及した上で産出層準の古い北米産 “*Trigonictis*” をこの系統の起源と考え, 4 Ma から 3.4 Ma にかけて北米からユーラシアに再移入していったと考えている.

Sminthosinis は小型のグリソン類で, *S. bowleri* 1 種が後期鮮新世のアイダホから報告されている (Bjork, 1970). *Sminthosinis* は小型であるが P1 が見られ, 他のグリソン類に比べると上顎犬歯の溝は痕跡的である. また, P4 舌側後方の咬頭 (ハイポコーン) の発達が弱いことから, Bjork (1970) はヒメグリソン (*Galictis cuja*) の直接の祖先である可能性を示唆している.

他の“グリソン類”

イタチ類の化石記録では, 頭骨に比べ下顎骨のほうが頑丈で化石になりやすい. そのためしばしば下顎歯列の形態のみによって記載をされることがあるが, グリソン類の下顎歯列形態は同定可能な形態学的特徴が少ないため, カワウソやテンなど他の分類群のものとして記載される場合がある. 形態学的観点から言及されたグリソン類とカワウソ類とをめぐり同定の混乱は, グリソン類の m1 トリゴニッドが鋭く発達している点, メタコニッドが明瞭に見られる点などカワウソ類と共通の特徴があるためであると考えられる. しかしながら, グリソン類の p4 の主咬頭は後方に副咬頭を伴わず, m1 頬側の歯帯が発達していない点でカワウソ類とは亜科レベルでの判別が可能である.

逆の例として, 同じく下顎のみの記載によってテン属 (*Martes*) として記載されたものの中に, グリソン類の可能性のある標本も存在する. Sotnikova *et al.* (2002) や García *et al.* (2008) は Teilhard de Chardin and Leroy (1945) により後期鮮新世—前期更新世の楡社 (Yushe) から報告されたテン属の絶滅種 “*Martes*” *crassa* をグリソン類 *P. pachygnatha* のシノニムであるとしている. テン属とグリソン類は共にイタチ科の中では m1 タロニッドが比較的発達しているため, 下顎歯列の形態学的特徴のみによる同定は難しい.

他に, アジア地域で最も古いグリソン類である可能性の

ある標本が後期中新世—前期鮮新世の中国山西省保徳から報告されている (Zdansky, 1927). この標本はほぼ完全な頭骨と左下顎骨からなり、イタチ類の一種 (Mustelidae gen. et sp. indet.) とされ属および種は同定されていない. 記載によると, 1) P1 は存在する, 2) P4 のタロンが発達し, テン類と異なる, 3) M1 咬合面観は平行四辺形でメタコニキュールも見られ, 舌側の歯帯が発達する, 4) P4 の咬合面観は三角形でグリソン類の特徴を示している, 5) p4 は主咬頭の後方に副咬頭が見られない. Zdansky (1927) はこの標本の特徴をモンゴルから産出したテン類 (*Martes andersonii*, *Martes* sp.) やマダライタチ (*Vormela*) と比較し, これらの種に近いことを示したが, 同時に M1 の形態が異なっていることから新種であると考えた. しかしながら m1 が欠損していることを理由に同定作業は行われていない.

研究者によっては, 中期中新世の北米大陸産の *Mionictis* をグリソン類として挙げている. Helbing (1930) は *Mionictis elegans* の下顎歯列の形態が *Trochictis* に似ていることを記載の中で言及している. しかしながら, Baskin (1998) は上顎歯列の形態を含め再検討を行い, カワウソ族 (Lutrinini) に分類した. この種は, 上顎第 2 大臼歯 (M2), 下顎第 1 小臼歯 (p1), および下顎第 3 大臼歯 (m3) がみられることから, いずれにしてもイタチ科としては非常に原始的な形質を残しているため, 分類学上の位置を議論するのは困難である.

ユーラシア大陸のグリソン類は本当に絶滅してしまったのか?

グリソン類は中期中新世のユーラシア大陸に端を発し, 後期中新世には北米大陸へと分布域を広げた. 当時の分布状況は現生のクズリ (*Gulo*) や鮮新世のアナグマの一種 (*Parameles*) に似た北方要素的な傾向を示すが, 日本や中央アジア, イタリア, トルコからも産出が報告されており, クズリや *Parameles* に比べてやや南方にまで分布域を広げていたものと考えられる. そしてユーラシア大陸および北米地域では後期更新世までに絶滅した. クズリが現生でもタイガ地域に生存し, アナグマ (*Meles*) がユーラシア大陸の広範囲に生息しているのに対し, グリソン類は現在では熱帯ないし亜熱帯地域の森林に生息する *Galictis* と南米のパタゴニア地域に分布する *Lyncodon* がみられるだけである. 更新世の終わりまでに, 何らかの理由によって北半球中緯度地域以北のグリソン類は全て絶滅してしまったようである.

以上がグリソン類の地史学的概観であるが, そのような中で Rozhnov *et al.* (2006) および Koepfli *et al.* (2008) が示した分子系統解析 (図 3c) は一つの興味深い結果を示した. この系統樹では, ヨーロッパ南東部から中国西部にかけてのステップ地域に生息するマダライタチ (英名 marbled polecat; *Vormela peregusna*) が, 中米のグリソン

と同じクレードに含まれている. マダライタチの歯列は, 非常に小型であるため細部の判別が困難であるが, 詳細に観察すると以下のような特徴的な形態がみられる. 1) 上下顎犬歯の類側面に弱い溝がある 2) 舌側後方に歯帯が発達している, 3) M1 メタコニキュールが見られる, 4) m1 エントコニッドが発達し, タロニッドが盆地状になる. これらの特徴はいずれもグリソンのものといえる. 形態学的観点からはマダライタチもグリソン類である可能性が考えられ, 筆者は形態学的立場からその解析結果を支持するが, Rozhnov *et al.* (2006) 自身はその類縁関係に対して積極的な議論をしているわけではなく, むしろこの結果を歓迎していない. その理由は現生の分布域の地理的隔たりがあまりに大きいためであろうと思われる. しかしながら今後マダライタチについて地史学的, 形態学的再検討を包括的に取り行うことによって, グリソン類に関して新たな知見が得られる可能性がある.

おわりに

東アジア地域に生息する哺乳類の侵入経路はこれまでインド亜大陸や東南アジアを経由するヒマラヤ山脈南方からのものであったと考えられていた. しかし近年, 東アジア地域における新生代後期の陸生哺乳類を扱った古生物学的研究では, この侵入仮説に疑問を投げかける結果が示されている. Billia (2008) は鮮新世以降のヨーロッパと北東アジアのサイ類の形態学的類似性に言及し, これらを同種と再定義した. 高井 (2005) や Takai *et al.* (2008) はユーラシア中央部の霊長類化石の検討結果から, 東アジア地域の哺乳動物相の「北方経路」による侵入の可能性について議論を行っている. このような中で, 中新世から更新世にかけて北半球全域に分布していたグリソン類の進化放散過程は, 東アジア地域の哺乳類の進化放散過程を解析する上で重要であると考えられ, ユーラシアにおけるヒマラヤ以北の動物相の東西交流を支持する有力な情報となりうる.

しかしながら, グリソン類は肉食適応的な形態学的特徴を有すると同時にアナグマなどの雑食性イタチ類と共有する特徴を有しているため収斂や並行進化が多く, 形態を用いた系統復元を行う場合, 推定の障害となっている. さらに, 化石グリソン類の主要な産出地域であるヨーロッパと北アメリカで行われている研究は, 互いの研究結果を意識しながらも両者間の統合的議論はなされていない. ベーリング海峡を隔てた二つの地域の間立つ東アジア地域から得られるデータは, 今後東西の有機的な議論が行われていくためにも重要な役割を果たすものと考えられる.

イタチ科は哺乳類の中で最も活発に系統学的研究がおこなわれている分類群のひとつである. 特に近年の分子系統解析の進展には目を見張るものがある. しかしながら, その中のグリソン類については, 未だにスポットを浴びる機会が少ないのが現状である. 最後に, これまで日本で発

見されている小型の食肉類化石は、いずれもイタチやテン、カワウソなど旧世界に見られるイタチ類だけを対象に比較検討されてきたが、グリソン類の存在を念頭に置いた再検討の必要性を指摘しておきたい。無論、保存状態によっては分類上困難が伴う事態も充分起こりうるが、標本ひとつひとつを精査することによって、今後さらに新たな「再発見」が成されることを期待する。

謝辞

本稿をまとめるにあたって、京都大学霊長類研究所の高井正成氏には、初稿の段階で多くのご意見をいただいた。京都大学霊長類研究所の江木直子氏には、英文要旨の添削をしていただいた。ポーランド科学アカデミーのMieczysław Wolsan氏、ロシア科学アカデミーのMarina Sotnikova氏には有益な情報をいただいた。鹿児島大学の仲谷英夫氏と国立科学博物館の甲能直樹氏には本稿の査読をしていただき、貴重なご指摘をいただいた。また、本研究の一部は、2005年度笹川科学研究助成（研究番号17-238）の支援を受けた。以上の方々と関係各位に深く感謝申し上げる。

引用文献

- Abbazzi, L., Angelone, C., Arca, M., Barisone, G., Bedeti, C., Delfino, M., Kotsakiss, T., Marcolini, F., Palombo, M., Pavia, M. R., Piras, P., Rook, L., Torre, D., Tuveri, C. A., Valli, M. F. and Wilkiens, B., 2005. Plio-Pleistocene fossil vertebrates of Monte Tuttavista (Orosei, Eastern Sardinia, Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **110**, 681-706.
- Baskin, J. A., 1998. Mustelidae. In Janis, C. M., Scott, K. M., and Jacobs, L. L. eds., *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Vol. 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*, 152-173, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bate, D. M. A., 1935. Note on the habits of *Enhydriactis galictoides*, with description of some limb-bones of this mustelid from the Pleistocene of Sardinia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **1935**, 241-245.
- Billia, E. M. E., 2008. The skull of *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jager 1839) (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Irkutsk region (Southwest Eastern Siberia). *Quaternary International*, **179**, 25-37.
- Bjork, P. R., 1970. The carnivora of the Hagerman local fauna (late Pliocene) of southwestern Idaho. *American Philosophical Society New series*, **60**, 1-54.
- Bryant, H. N., Russel, F. A. P. and Fitch, W. D., 1993. Phylogenetic relationships within the extant Mustelidae (Carnivora): appraisal of the cladistic status of the Simpsonian subfamilies. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **108**, 301-334.
- Ficcarelli, G. and Torre, D., 1967. Il Mustelidae *Enhydriactis galictoides* del Pleistocene della Sardegna. *Palaeontographia Italica*, **63**, 139-161.
- Flynn, J., Finarelli, J., Zehr, S., Hsu, J. and Nedbal, M., 2005. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Systematic Biology*, **54**, 317-337.
- García, N., Arsuaga, J. L., Bermúdez, de Castro, J. M., Carbonell, E., Rosas, A. and Huguet, R., 2008. The Epivillafranchian carnivore *Pannonictis* (Mammalia, Mustelidae) from Sima del Elefante (Sierra de Atapuerca, Spain) and a revision of the Eurasian occurrences from a taxonomic perspective. *Quaternary International*, **179**, 42-52.
- Gazin, C. L., 1934. Upper Pliocene mustelids from the Snake River basin of Idaho. *Journal of Mammalogy*, **15**, 137-149.
- Ginsburg, L. and Morales, J., 2000. Origine et evolution des Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia). *Earth and Planetary Sciences*, **330**, 221-225.
- Hall, E. R., 1935. A new mustelid genus from the Pliocene of California. *Journal of Mammalogy*, **16**, 137-138.
- Hibbard, C. W., 1941. New mammals from the Rexroad fauna, Upper Pliocene of Kansas. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **54**, 1-42.
- Helbing, H., 1930. Zwei oligocaene Musteliden (*Plesictis genetoides* - *Palaeogale angustifrons*). *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft*, **50**, 1-36.
- Jin, C. Z., Zheng, L. T., Dong, W., Liu, J. Y., Xu, Q. Q., Han, L. G., Zheng, J. J., Wei, G. B. and Wang, F. Z., 2000. The early Pleistocene deposits and mammalian fauna from Renzidong, Fanchang, Anhui Province, China. *Acta Anthropologica Sinica*, **19**, 184-198.
- Koepfli, K. P., Deere, K. A., Slater, G. J., Begg, C., Begg, K., Grassman, L., Lucherini, M., Veron, G. and Wayne, R. K., 2008. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. *BMC Biology*, **6**, 22 pp.
- Kormos, T., 1933. Neue und wening bekannte Musteliden aus dem ungarischen Oberpliozan. *Folia Zoologica et Hydrobiologica, Riga*, **5**, 129-158.
- Morlo, M. and Kunderát, M., 2001. The first carnivoran fauna from the Ruscium (Early Pliocene, MN 15) of Germany. *Palaeontologische Zeitschrift*, **75**, 163-187.
- Naora, N., 1968. The fossils of Otters discovered in Japan. *Memories of the School of Science and Engineering, Waseda University*, **32**, 1-11.
- Novak, R. M., 1991. *Walker's Mammals of the World Fifth Edition*. 1712 pp. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ogino, S., 2007. *Study on Middle Pleistocene Matsugae vertebrate fossil fauna*. Kagoshima University, Ph. D. thesis, 99p.
- Ogino, S. and Otsuka, H., 2008. New middle Pleistocene Galictini (Mustelidae, Carnivora) from the Matsugae cave deposits, northern Kyushu, west Japan. *Paleontological Research*, **12**, 159-166.
- Pei, W. C., 1934. On the carnivora from locality 1 of Choukoutien. *Paleontologia Sinica, Ser. C*, **8**, 76-80.
- Pilgrim, G. E., 1933. The genera *Trochictis*, *Enhydriactis*, and *Trocharion*, with remarks on the taxonomy of the Mustelidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 845-867.
- Pocock, R. I., 1921. On the external characters and classification of the Mustelidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1921**, 803-837.
- Qiu, Z., 2003. Dispersals of Neogene carnivorans between Asia and North America. In Flynn, L. J., ed. *Vertebrate Fossils and Their Context: Contributions in Honor of Richard H. Tedford*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **279**, 18-31.
- Qiu, Z., Deng, T. and Wang, B., 2004. Early Pleistocene mammalian from Longdan, Dongxiang, China. *Palaeontologia Sinica*, **191**, New Series C, 27, 1-198, Science Press, Beijing.
- Radinsky, L. B., 1981. Evolution of skull shape in carnivores 2. Additional modern carnivores *Biological Journal of the Linnean Society*, **16**, 337-355.
- Ray, C. E., Anderson, E. and Webb, S. D., 1981. The Blancan Carnivore *Trigonictis* (Mammalia: Mustelidae) in the Eastern United States. *Brimleyana*, **5**, 1-36.
- Reig, O. A., 1957. Un Mustelid del genero *Galictis* del eocuartario de la Provincia de Buenos Aires. *Note préliminaire sur un nouveau genre de mustélidés fossiles du Pléistocène de la République Argentine*.

- Mammalia*, **20**, 3–47.
- Repenning, C. A., 1967. Palearctic – Nearctic mammalian dispersal in the late Cenozoic. In Hopkins, D. M. ed., *The Bering Land Bridge*, 288–311, Stanford University Press, California.
- Rozhnov, V. V., Meshchersky, I. G. and Kholodova, M. V., 2006. Molecular genetic study of marbled polecat (*Vormela peregusna*, Carnivora: Mustelidae). *Doklady Biological Sciences*, **407**, 169–172.
- Sato, J. J., Hosoda, T., Wolsan, M. and Suzuki, H., 2004. Molecular phylogeny of arctoids (Mammalia: Carnivora) with emphasis on phylogenetic and taxonomic positions of the ferret-badgers and skunks. *Zoological Science*, **21**, 111–118.
- Schreuder, A., 1935. A note on the Carnivora of the Tigelen clay, with some remarks on the Grisoninae. *Archives néerlandaises de zoologie*, **2**, 73–94.
- Simpson, G. G., 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **85**: 1–350.
- Sotnikova, M. V., Baigusheva, V. S. and Titov, V. V., 2002. Carnivores of the Khapry faunal assemblage and their stratigraphic implications. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **10**, 375–390.
- 高井正成, 2005. マカクとヒヒ: ユーラシア大陸におけるオナガザル亜科の進化プロセスに関する考察. 霊長類研究, **21**, 121–138.
- Takai, M., Maschenko, E. N., Nishimura, D. N., Anezaki, T. and Suzuki, T., 2008. Phylogenetic relationships and biogeographic history of *Paradolopithecus sushkini* Trofimov 1977, a large-bodied cercopithecine monkey from the Pliocene of Eurasia. *Quaternary International*, **179**, 108–119.
- Teilhard de Chardin, P. and Leroy, P., 1945. *Les Mustelides de Chine*. **12**, 1–56. Institut de Géobiologie, Pekin.
- Tseng, Z., Wang, X. and Atewart, J. D., 2007. Tough new world: Discovery of an unusual immigrant mustelid with crushing dentition from the middle Miocene of coastal California. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, (Supplement 3), 160A.
- Wozencraft, W. C., 2005. Order Carnivora. In Wilson D. E. and Reeder D. M. eds, *Mammal Species of the World*, 532–628, Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Yonezawa, T., Nikaido, M., Kohono, N., Fukumoto, Y., Okada, N. and Hasegawa, M. 2007. Molecular phylogenetic study on origin and evolution of Mustelidae. *Gene*, **396**, 1–12.
- Zakrzewski, R. J., 1967. The systematic position of *Canimartes?* from the upper Pliocene of Idaho. *Journal of Mammalogy*, **48**, 293–297.
- Zdansky, O., 1927. Weitere Bemerkungen über fossile Carnivoren aus China. *Palaeontologica Sinica*, Series C, **4**, 17–19.

