

第40回シンポジウム記録

齧歯目ネズミ科ネズミ亜科とハタネズミ亜科の
分類, 地理的分布, および種分化

金子之史

香川大学教育学部生物学教室

摘 要

哺乳綱の齧歯(ネズミ)目ハタネズミ亜科とネズミ亜科の種数を Corbet and Hill (1991) と Wilson and Reeder (1993) で比較した。種数には両者の間に相違があった。ハタネズミ亜科の種数と属数について歴史的に Miller (1896) から Musser and Carleton (1993) までレビューをおこなった。ヤチネズミ属 *Clethrionomys*, ビロードネズミ属 *Eothenomys*, コウザンネズミ属 *Alticola*, ハタネズミ属 *Microtus*, マツネズミ属 *Pitymys*, およびアカネズミ属 *Apodemus* の地理的分布図を提供した。ビロードネズミ属とアカネズミ属の分布パターンは個体群が南北に隔離することによって生じた種分化の結果であると考えられた。

多様性の記述としての分類学

現生の哺乳類において種の多様性の記述としての分類は、現在どのようになっているのであろうか。Corbet and Hill (1991) と Wilson and Reeder (1993) は、分類のチェックリストを最近、しかも出版時期を近接させて著した(以降の記述では、前者を C&H, 後者を W&R と略記する)。彼らによると、哺乳類には約 4,300 種 (C&H) と約 4,600 種 (W&R) が知られている。これは約 44,500 種の脊索動物門のうち約 10% を占め、魚類 (47%), 鳥類 (19%), 爬虫類 (14%) につぐ種数であり、両生類 (6%) より多い (May, 1990; C&H, W&R)。

しかし、これらの種数も分類学の発展とともに歴史的に変化する。W&R によれば、1758 年のリンネの二名法が確立してから、積算した新種の数も現在までほぼ直線的に増加している (図 1)。記載された種数を 10 年ごとに区切って積算した年変化には、彼らは議論していないが 4 つほどの山が認められる。第一の山は 1758 年のリンネの分類システムにより多くの種が記載された段階である。第二の山はヨーロッパの列強が彼らの植民地から種々の哺乳類を持ち帰り、その新種記載をおこなった段階である。第三の山ではダーウインの『種の起源』(1859 年) が出版されたことによって、種の分類における地理的変異の重要性が認識され、北米ではいろいろな生物群の調査がなされた。また、米国のメリアムは農務省生物局を設立し (1905 年)、野生生物の計画的な調査研究を開始した。その前後に、この影響を受けて、米国や英国は世界各地に科学的調査探検隊を繰り出した。例えば、英国のベッドフォード公爵の基金は日本・朝鮮および中国産の小哺乳類をおもな対象とした探検調査 (1905-1912 年) をおこなった。最後の第四の小さな山は、分類

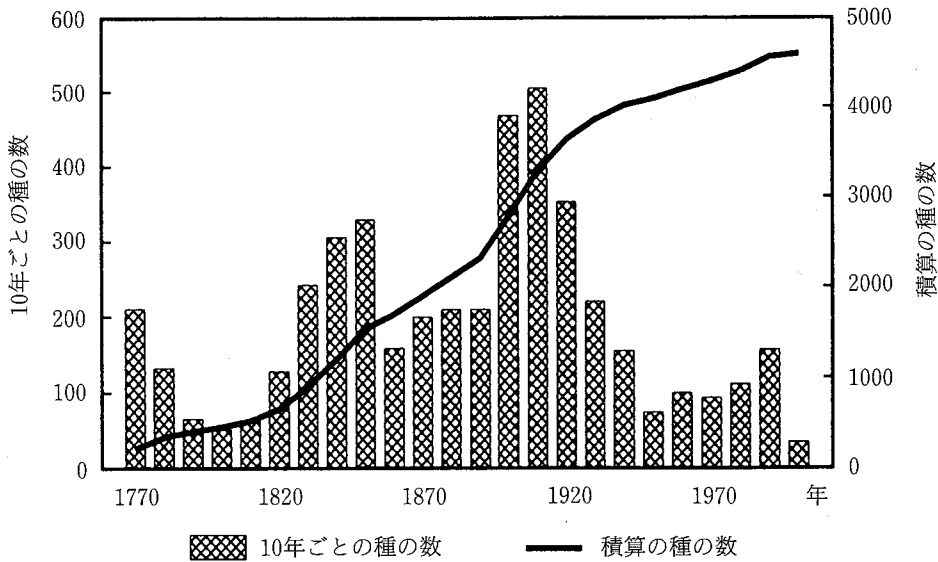


図1. 哺乳類の記載された新種の積算数と10年ごとの種数 (Wilson and Reeder, 1993).

学の研究方法に核型や分子遺伝学のような新たな方法を導入することによって、同胞種 (sibling species) として認識されたり、後に形態的な識別が可能になった段階であろう。

分類学は新種の記載によって終わるのではない。さらに、変異の研究や新しい研究技術によって、記載された種や亜種の統廃合をおこない種の分類のレビューをする。C&H や W&R たちの仕事は、まさにこの再編やレビューの作業に相当する。

つぎに、哺乳綱のなかでの齧歯 (ネズミ) 目について検討する (図2)。齧歯目の種数は1,793種 (C&H) と2,021種 (W&R) であり、有胎盤哺乳類の中で41% (C&H) と44% (W&R) を占める最も種分化したグループである。つぎに多いのが翼手 (コウモリ) 目で、977種 (C&H) と925種 (W&R) で、それぞれ23% (C&H) と20% (W&R) となる。すなわち、W&Rの方がC&Hより齧歯目の種数が多く、細分化されていることがわかる。これに対して、翼手類では種数が多く細分化されているのはW&RよりC&Hの方である。ここにも、研究者の分類の考え方のちがいによって、種の統廃合の仕方が変わり、さらに種数にも変化が生じる。

齧歯目では、ネズミ科は1,160種 (C&H) と1,326種 (W&R) であり、齧歯目の中で65% (C&H) と66% (W&R) を占める大きな科である (図2)。その中でもネズミ亜科は457種 (C&H) と529種 (W&R) を含み、齧歯目の中の25% (C&H) と26% (W&R) を占める。一方、ハタネズミ亜科は130種 (C&H) と143種 (W&R) を含み、齧歯目の中の7% (C&H, W&R) を占める。W&Rの方がC&Hより齧歯目の種数とともにネズミ科、ネズミ亜科やハタネズミ亜科の種数も多くなっているため、齧歯目の中の科や亜科の割合はW&RとC&H間でほぼ類似した数値となる。両亜科の種数はネズミ科内で1位と2位を示す。

属では、ハタネズミ亜科のハタネズミ属 *Microtus* は45種 (C&H) と60種 (W&R) を含み、ネズミ亜科のアカネズミ属 *Apodemus* の種数は14種 (C&H) と21種 (W&R) を含む。したがって、1属内の種数もC&HとW&Rの両方で異なる。ハタネズミ属はハタネズミ亜科内で35% (C&H) と42% (W&R) であり、アカネズミ属はネズミ亜科内で3% (C&H) と4% (W&R)

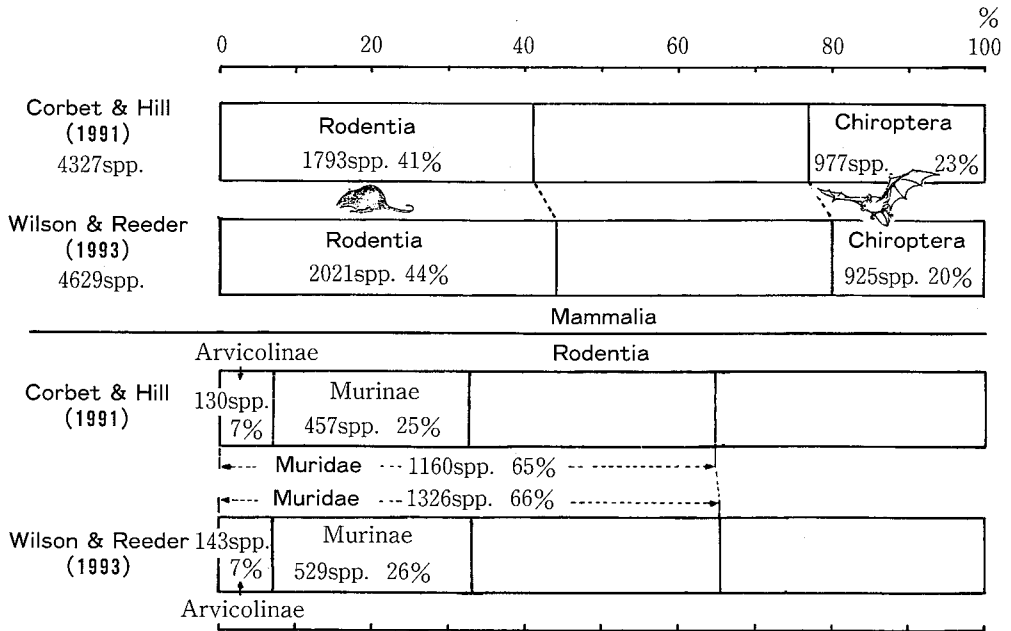


図2. C&HとW&Rによる哺乳類(Mammalia)のなかでの齧歯目(Rodentia), および齧歯目のなかでのネズミ科(Muridae), ネズミ亜科(Murinae) およびハタネズミ亜科(Arvicolinae)の種数とその割合(Corbet and Hill, 1991とWilson and Reeder, 1993より作成)

となる。W&Rの方がC&Hに比べてハタネズミ属 *Microtus* の種数が多いのは、前者がマツネズミ属 *Pitymys* を含んでいるからである。

さらに、ハタネズミ亜科内の属数や種数の変化を歴史的に検討する(図3)。Miller (1896)がはじめてハタネズミ亜科の分類群の検討をし、その属数は7属であった。その後、ハタネズミ亜科のモノグラフを著したHinton (1926)では属数は28属となった。Ellerman (1941)では属数はHinton (1926)と同じ28属である。その後いくつかの属は統合され、ほとんどの研究者で約20属程度に収束していった。例外は、Musser and Carleton (1993)のみである。彼らは以前の研究よりも属数を再び増加させ26にした。その理由は後で述べるZagorodnyuk (1990, 1991)の影響である。

ハタネズミ亜科内の種数は、Miller (1996)では78種であり、Hinton (1926)では未完であるため全体の種数は不明である。Ellerman (1941)では全体の種数は約87種となった(約としたのは、ある属では種数を明確に述べていないからである)。その後、1980年までは種数は研究者によってほとんど相違はなく100-110前後であった。しかし、それ以降は飛躍的に増大している。その理由は、それまで同胞種であった種が核型研究などによって細分化されたからであろう。

それでは、属数と種数の関係はどうであろうか(図3)。Miller (1896)では1属あたり平均11種(78/7), Ellerman (1941)では3.1種(87/28); Anderson and Jones (1967)では5.8種(105/18), Gromov and Polyakov (1977)では4.4種(97/22), Corbet and Hill (1980)では6.1種(110/18), Carleton and Musser (1984)では7.4種(125/17), Honacki *et al.* (1982)では6.4種(128/20), Corbet and Hill (1986)では6.1種(121/20), および Musser and Carleton (1993)では5.5

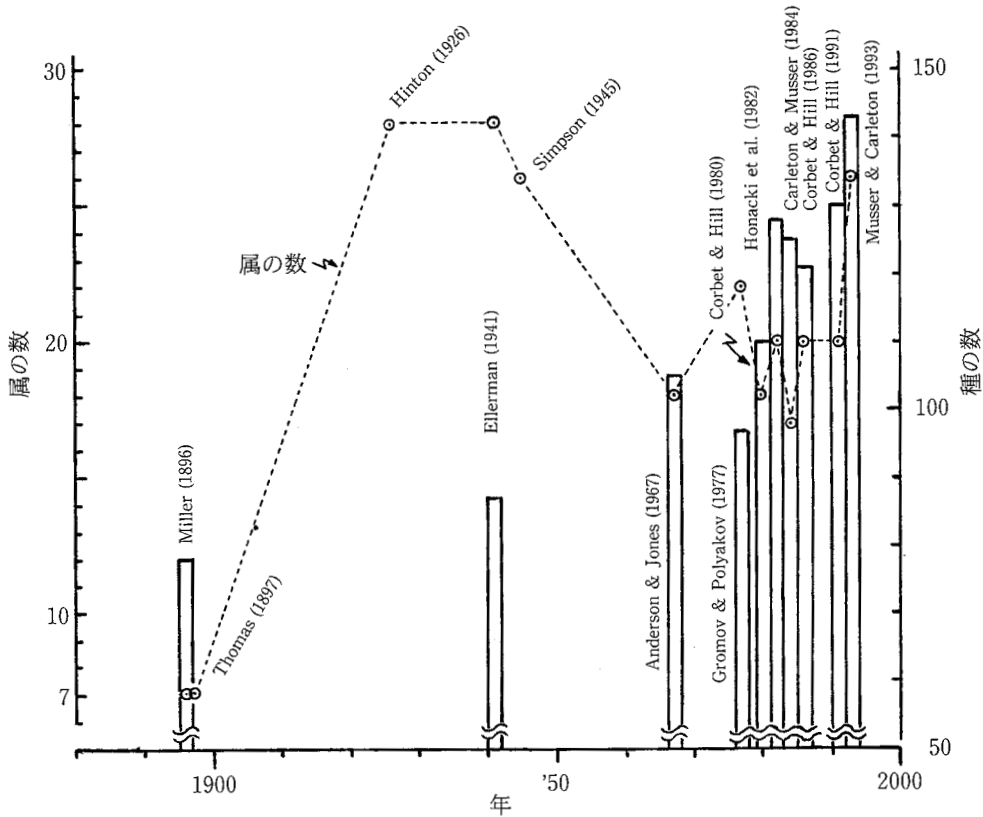


図3. ハタネズミ亜科における属数（破線）と種数（柱状）の合計の歴史的な変化（金子，原図）。

種 (143/26) となっている。文献リストを見るかぎり Gromov and Polyakov (1977) では十分な文献調査がなされていないとみなせるので考察の対象から除外すると、1945年以降では1属あたり平均5-7種程度である。これに対して、Ellerman (1941) では属数は Hinton (1926) と同じ28であるが、種を統合し種数を87と極端に少なくしたので1属あたり3.1種と極端に少なくなっている。彼の分類がいわゆるランピング（併合主義）であるといわれる所以である。

ハタネズミ亜科内の主要な属内の種数の歴史的変遷について考えてみる（図4）。米国の Anderson and Jones (1967) や Carleton and Musser (1984), および Musser and Carleton (1993) はマツネズミ属 *Pitymys* をハタネズミ属 *Microtus* に含めるので、彼らのハタネズミ属の種数は多くなる。これに対して、ピロードネズミ属 *Eothenomys* とヤチネズミ属 *Clethrionomys* の数は最近ではほぼ安定しているようにみえるが、もともとこれら2つの属は種数が少ないので、増減があってもハタネズミ属ほど目立たないこともある。また、コウザンネズミ属 *Alticola* やクビワレミング属 *Dicrostonyx* の種数は増えている。これらはソビエト連邦やロシアにおける最近の分子遺伝学や染色体研究の成果と思われる。

以上、多様性を認識する分類学は歴史的にしかも研究者によって変化していることを述べた。

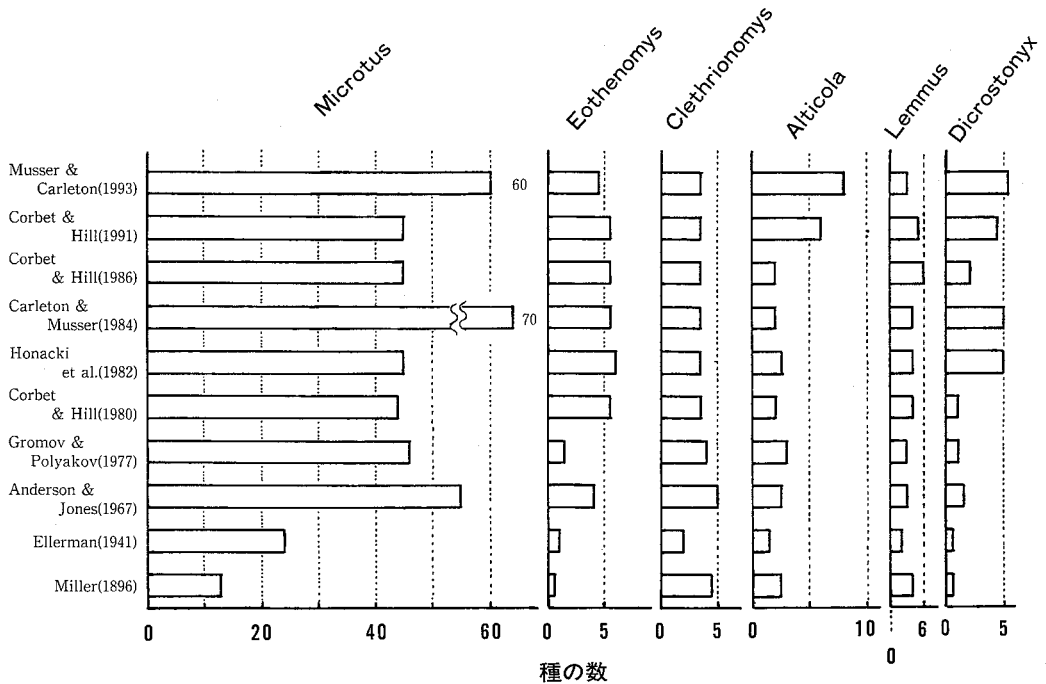


図 4. ハタネズミ亜科におけるいくつかの属内の種数の歴史的な変化 (金子, 原図).

種の分化と分布との関係

種の多様性をもたらす種の分化はどのような機構でおこなわれるのであろうか。現在の集団遺伝学では、種の分化は集団の遺伝的組成の変化によって生じると考えられている。この変化の要因には、①任意交配のずれ、②遺伝子頻度の機会的変動、③突然変異、④移住、および⑤自然選択があげられている(大羽, 1977)。このうち、野外の種では移住によって分布範囲が変化するので、生息環境にも変化が生じ、それに対応して遺伝的な分化が生まれる。その固有の遺伝的組成をもった集団が長く隔離を続けることによって、種の分化が生じると考えられている。したがって、種の地理的分布を知ることは、そのグループの種の分化過程を考える際に種々の示唆を与えらると思われる。

ところで、White (1978) は、種分化の様式として 13 の研究項目をあげている。すなわち、①現在の分布に関する詳細な分布図、②過去の分布を示唆する地質・気候的な証拠、③詳細な形態学的な記載、④地理的な変異に関する詳細な情報(多変量分析を含む)、⑤生息場所やニッチについての生態学的な資料、⑥生化学的な多型についての広範な資料、⑦集団間の対立遺伝子の差異の程度、⑧核型の詳細な記載、⑨DNA 量、⑩サテライト DNA の型や量およびその分布、⑪繁殖期などの季節的な周期、⑫実験的な交雑結果(細胞学的な研究を含む)、⑬野外における交雑の情報、および⑭何らかの行動的な隔離機構の情報である。さらに、これらの項目以外として北川 (1991) は、⑮ミトコンドリア DNA の切断部位の比較、⑯相同遺伝子のクローニングによる塩基配列の比較、および⑰DNA や RNA の交雑による比較、をあげている。最初の 5 項目はマクロな情報であり、6 項目以降がミクロな情報である。

したがって、種分化の研究において、現在の分布に関する情報がまず重要であるといえよう。つぎに、分布の情報が生物学の他の分野の情報とどのような関連で扱うことができるかを考えてみよう。

第一に、地理的分布は分類学の進展にともなって変更される。例えば、東アジアのヤチネズミ属 *Clethrionomys* とピロードネズミ属 *Eothenomys* のネズミの分類が変わりその地理的分布も変わった(図5と6)。Thomas (1905-1912: この文献については Kaneko, 1990, 1992 参照) は最初に種々のネズミを記載したが、これを Hinton (1926) が繁殖活動と年齢組成という観点で整理し直した。しかし、サハリン、北海道、本州、九州、および四国産の標本を一括して扱い、個々の採集地点を考慮しなかった。結果として、彼は東アジアの大陸やサハリン、および日本列島にはタイリクヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus* のみが分布すると考えた。その後、Allen (1924, 1940), Ellerman (1941), および Ellerman and Morrison-Scott (1951) は、一部 Hinton (1926) の影響を受けた分類をし、大陸産の「背が赤いネズミ類 (red-backed vole)」をヤチネズミ属 *Clethrionomys* に位置づけた。Tokuda (1941) は日本産のヤチネズミ *C. andersoni* やスミスネズミ *C. smithii* をタイリクヤチネズミとは別種としたが、大陸産については Hinton (1926) にしたがって1種とした。なお、Tokuda (1941) は日本産のこれらの種についても歯根の特徴を検討せずにヤチネズミ属とした。約50年後、Corbet (1978) が分類を改訂し、このネズミ類の中にはピロードネズミ属 *Eothenomys* に含まれるネズミがあることを示した。しかし、個別の標本の吟味が不十分であるとともに、識別方法は明確ではなかった。またその分布図も細部の分布が把握できない小縮尺の旧北区全体をカバーした図であった。

筆者 (Kaneko, 1990, 1992) は従来と同一の研究標本を用い、年齢変異や地理的変異を考慮して、種の識別を明確にした。その分類の結果を分布図に表すと、朝鮮北部や中国東北部、モンゴル、アルタイ山脈などにおけるタイリクヤチネズミの分布の南限とピロードネズミ属に含まれる「背の赤いネズミ類」の分布が明確になった(図6)。

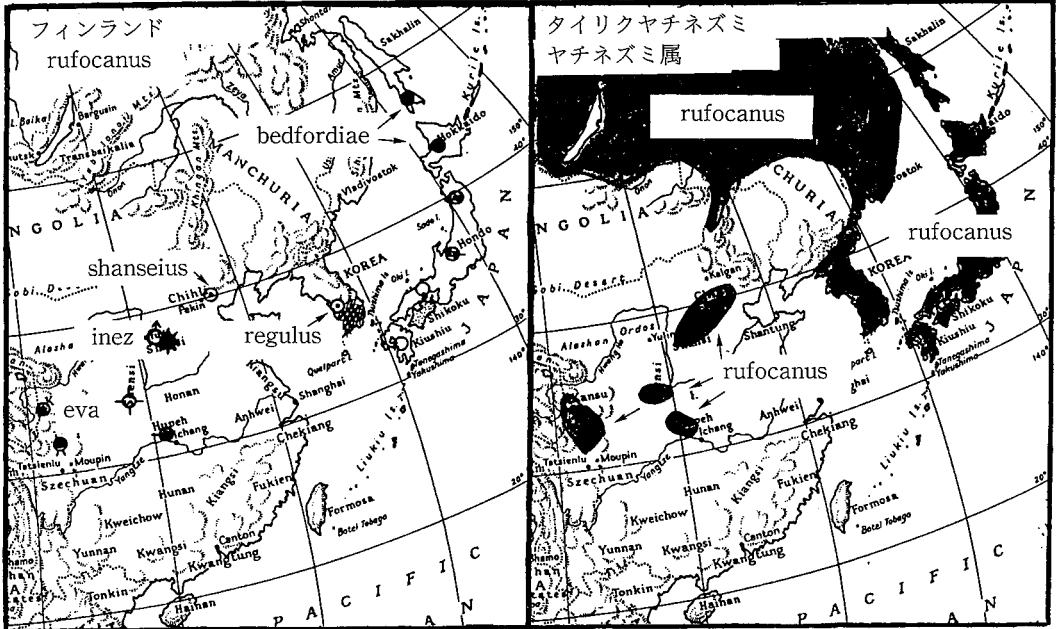
したがって、正確な分布図を得るためにはさまざまな形態的変異を考慮した分類をおこなうことが大切である。そのためには各地域の標本を集めておかなければならない。後述することであるが、東アジアの小哺乳類は分布が複雑であるので、地理的変異をふまえた形態的な分類学の研究がまだ不十分である。多くの分子生物学的研究は従来の分類の結果をふまえて議論するのであるから、その前に形態的な分類の精度をあげる必要がある。

第二に、分子生物学的研究と分布との関係をみよう。ヨーロッパ産のハツカネズミ *Mus musculus* の研究は、哺乳類における種分化あるいは亜種分化研究の雛形とみなすことができ、核型や核DNA、およびミトコンドリアDNAの分析の結果が地理的分布図として最終的に表現されている (Boursot *et al.*, 1984; Orsini *et al.*, 1983)。種々の生物学的情報は地図上で統合され、つぎの研究への示唆を与える。例えば、Orsini *et al.* (1983) は島や山における分布を調べ、亜種 *musculus* が山地型の分布を示すのに対して、亜種 *domesticus* は平野やコルシカ島やシシリー島という地中海の島に分布することを明らかにした。また、Boursot *et al.* (1984) では2亜種の分布境界と1月の平均気温の線との対応を示唆した。

第三に、創始原理 (founder principle) も分布と関連している。創始原理とは、小集団がもとの分布地から離れて新たな地域に侵入して隔離される際の集団サイズや遺伝的構成の効果のことである。隔離の結果、遺伝的浮動が起こりやすくなり、また新たな環境への適応に対して多様でない遺伝子給源 (gene pool) に自然選択がはたらき遺伝的組成が変化することをいう。例えば、

Thomas (1905, 1908, 1909, 1910, 1911, 1912)

Hinton (1926)



Allen (1924, 1940)

Tokuda (1941)

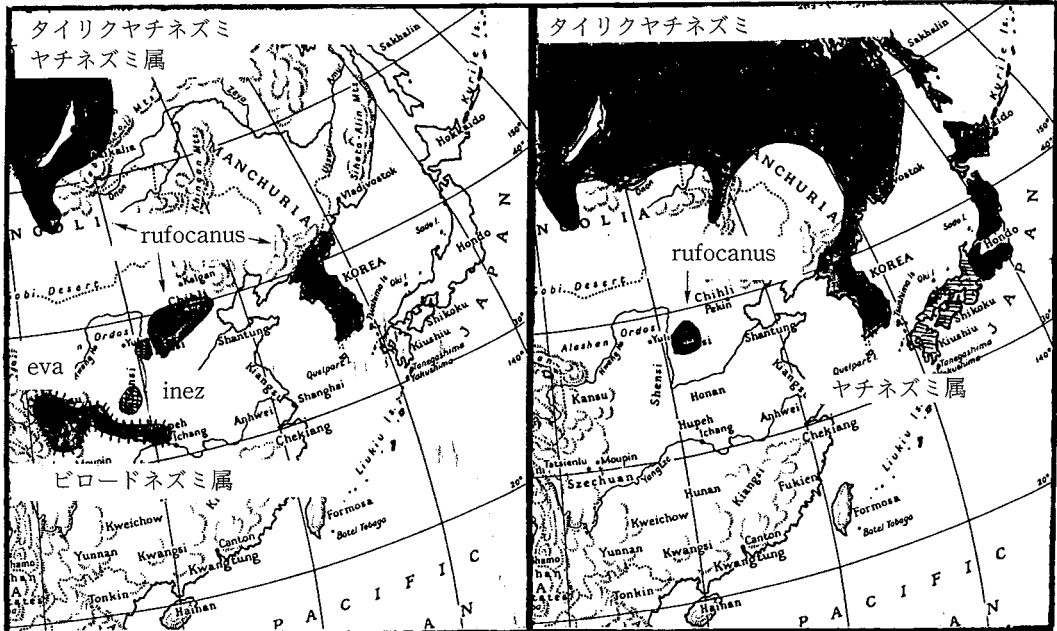


図5. ハタネズミ亜科の東アジアに分布する「背の赤いネズミ (red-backed vole)」の分類の変更にもともなう地理的分布の変更 (金子, 原図).

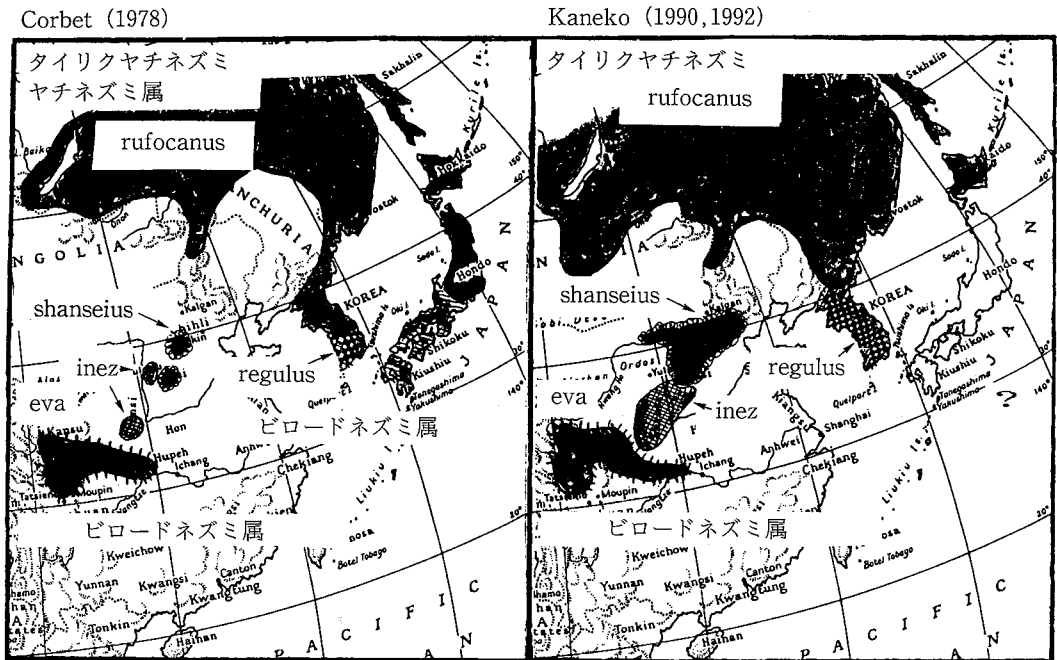


図 6. ハタネズミ亜科の東アジアに分布する「背の赤いネズミ (red-backed vole)」の分類の変更にもともなう地理的分布の変更 (続) (金子, 原図)。

Corbet (1963) はイギリス産のヨーロッパヤチネズミ *Clethrionomys glareolus* の上顎第三臼歯紋が新しい分布地で形態的な変異を生じていることを報告した。上顎第三臼歯紋は遺伝することが知られているが、形態的変化と分子遺伝との対応についてはまだ研究されていない。

第四に、染色体の研究を検討してみよう。従来は、染色体は単独で研究されることが多かった。例えば、齧歯目の分類群ごとの染色体数の頻度分布を検討すると (Matthey, 1973)、齧歯目のうちのリス科は $2n=38$ に、ネズミ亜科は $2n=42$ と 48 にそれぞれモードの位置がある。ハタネズミ亜科は $2n=36$ と 54 にあり、後者 $2n=54$ はハタネズミ属 *Microtus* のモードに相当する。ヤチネズミ属 *Clethrionomys*、ピロードネズミ属 *Eothenomys*、およびコウザンネズミ属 *Alicola* は $2n=56$ と一定であり、ハタネズミ属のような変異はみられない。

染色体数の変化が進化過程でどのように生じてくるかを考えるために、Imai and Crozier (1980) は哺乳類の各分類群における染色体の $2n$ 数と染色体の短腕の数から算出した fundamental number の関係図 (karyograph) を作製した (図 7)。karyograph は $2n$ 数によって 5 領域 (I-V)、fundamental number によってそれらがさらに 2 領域 (a と b)、計 10 領域に分けられた。例えば、齧歯類は形態的な分化が大きいのに、karyograph の 60% は IVb の範囲におさまる (図 7-A)。また、科においてもネズミ科 Muridae、キヌゲネズミ科 Cricetidae、ホリネズミ科 Geomyidae、およびポケットマウス科 Heteromyidae は科内の分化が大きいにもかかわらず、karyograph では重なった (図 7-B)。さらに、哺乳類のいくつかの科内でこの karyographe を作製すると、1つの科内では直線的なパターンになったが、総じて核型と形態的レベルにはほとんど相関はないことがわかった。ここでは、染色体と分布との関連性はまだ議論されなかった。

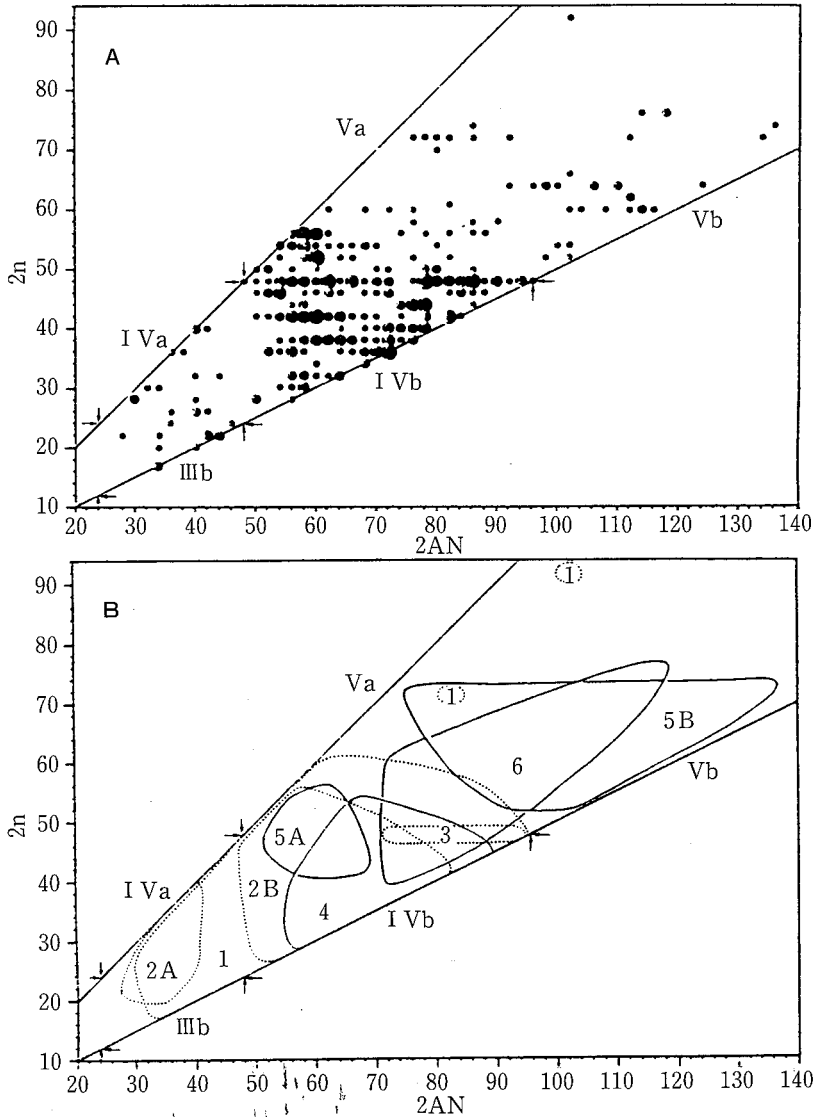


図7. 齧歯目における fundamental number (=2AN) に対する染色体数 2n の関係 (A) と齧歯目の各科における両者の関係 (B) (Imai and Crozier, 1980). 図 B 中, 1: キヌゲネズミ科 Cricetidae, 2A と 2B: ネズミ科 Muridae, 3: トビネズミ科 Dipodidae, 4: リス科 Sciuridae, 5A と 5B: ポケットマウス科 Heteromyidae, 6: ホリネズミ科 Geomyidae.

ところが, Zagorodnyuk (1990, 1991) は, ハタネズミ亜科内の核型の分化を種の地理的分布域と関連させて論議した. 従来ハタネズミ属 *Microtus* 内にいくつかの新属を設けたり, それまで亜属であったり, 過去には属であったが近年ではあまり用いられていなかった属を復活させたりした. 彼が研究したハタネズミ亜科は 57 種であり, その分布図を作成した (図 8-A). Musser and Carleton (1993) ではハタネズミ亜科には 143 種があるので, 彼はその約 40% を対象にしたことになる. 彼はさらに種別の地理的分布図から 2n が等しい種ごとの出現地点を線で結び, 等高線と同じ様な「等染色体数線」とでも呼べる図を作成した (図 8-B). 図中, ヨーロッパ大陸の西

経 10 度から東経 40 度，北緯 35 度から 70 度の範囲を 5 度ごとの方形に切り（図中の破線部分），その区画内における緯度別 2n の表を作成した（区画数の最大は 10 となるが，半島などがあるので実際はそれよりも少なくなっている）。すると，1 区画当たりの 2n の平均値と出現する種数の平均値は，緯度の増加にともない減少する傾向を示した（表 1）。

染色体数と地理的分布との関連性という解析方法が合理的かどうかについては，今後の研究課題と考えられよう。しかし，Musser and Carleton (1993)はこの Zagorodnyuk(1990,1991) のアイデアを高く評価し，その成果を取り入れて分類を再編した。Musser and Carleton (1993) では分類の様式や学名が一つの仮説であるという見解をあらわしているように思われる。

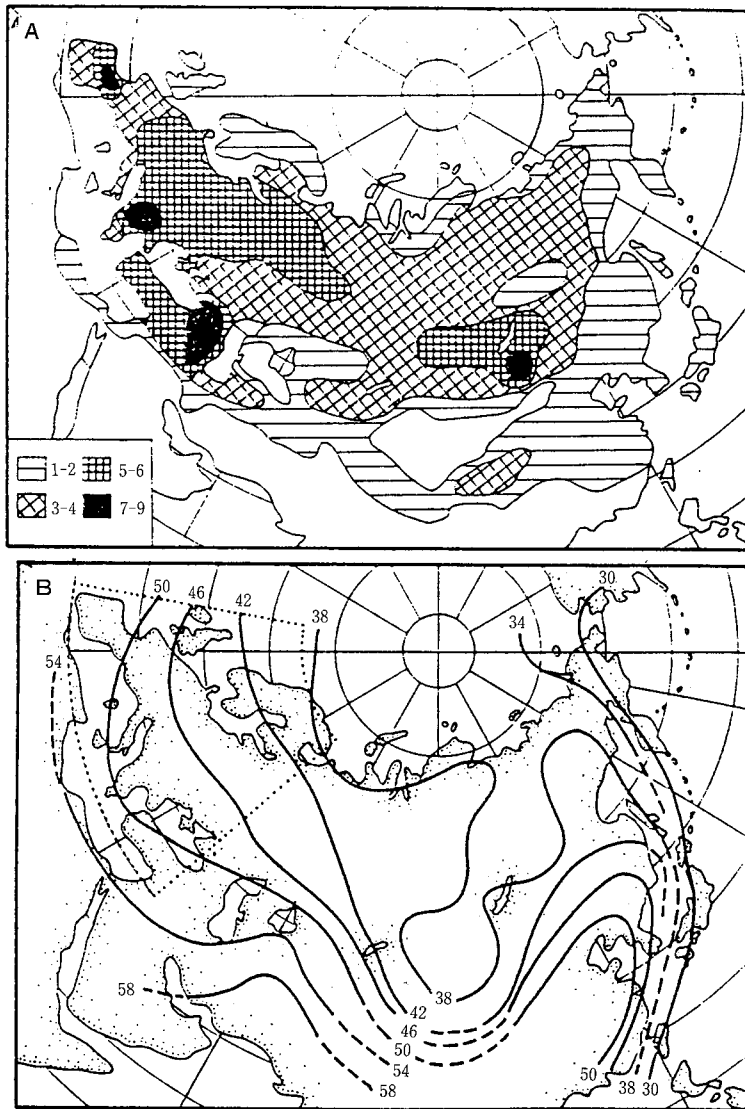


図 8. A : ハタネズミ亜科数種のユーラシア大陸における地理的分布の重なり. B : 染色体数 2n の「等染色体数線図」(Zagorodnyuk, 1990, 1991).

表 1. ヨーロッパにおけるハタネズミ亜科の染色体数 (2n) の緯度別の平均値と種数 (Zagorodnyuk, 1991).

緯度 (区画数)	2n の 種 数																	1 区画当たりの		
	30	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	計	平均 2n 数	平均 種数
65-70° (5)	4	0	0	5	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	12	37.5	2.4
60-65° (7)	4	0	0	7	0	0	0	0	4	0	6	2	0	0	0	0	0	23	41.7	3.3
55-60° (8)	4	0	0	8	0	0	0	0	5	0	6	4	3	0	0	0	0	30	43.6	3.8
50-55° (9)	7	1	0	9	0	0	0	0	8	0	7	8	3	0	0	0	0	42	43.6	4.7
45-50° (9)	0	0	0	7	0	2	0	0	7	3	6	8	6	0	0	0	2	42	47.5	4.7
40-45° (10)	0	0	0	5	0	3	0	1	5	1	2	5	28	0	0	0	3	53	50.6	5.3
35-40° (6)	0	0	0	3	0	2	0	1	1	0	0	3	16	0	0	0	2	28	50.8	4.7

最後に、分布を大縮尺的（焦点距離を短くする）にみることによって、新たな研究課題が生まれることを述べる。例えば、北四国の平野部には島状の山塊がみられ、これらの山塊には現在はアカネズミ *Apodemus speciosus* が生息している（金子，1992）。都市化にともなう宅地化によって、これらの山塊はしだいに孤立化していくことが予想される。するとアカネズミが遺伝的にどのように変化していくのかというテーマを考えることができる。現在のアカネズミの分布は連続しているので、この状態でのデータを取っておけば、山塊が周辺の農地や林から分断され、アカネズミの集団が孤立化した場合に遺伝的な組成がどのように変化するのか、またそれと形態や行動との関係などを研究テーマにできると考えられる。今のうちにデータを取らないと、孤立化する前との比較ができず、変化がわからない。種の分化の問題のように、時間がファクターになる仕事には、時間をかけた研究を必要とする。

ハタネズミ亜科とネズミ亜科のいくつかの属の地理的分布

ここでは、小縮尺的（焦点距離を長くする）な地理的分布からどのような種分化のテーマが生まれるを考えた。そこで、いままでにわかっているハタネズミ亜科内の、いくつかの属の地理的分布から、その分布パターンを検討する（Abe, 1971；Corbet, 1978；Gemmeke and Niethammer, 1982；Kaneko, 1990, 1992, 未発表；Martens and Niethermmer, 1972；Musser *et al.*, 1996；Niethermmer, 1969, 1970；Ognev, 1950 による）。

第一にハタネズミ亜科全体の地理的分布から始める（図9；Carleton and Musser, 1984）。亜科全体では温帯から寒帯が基本的な地理的分布であり、低緯度地方では高標高の温帯域に出現している。新大陸と旧大陸間においてこの亜科の分布南限は異なり、新大陸の方がより南にまで分

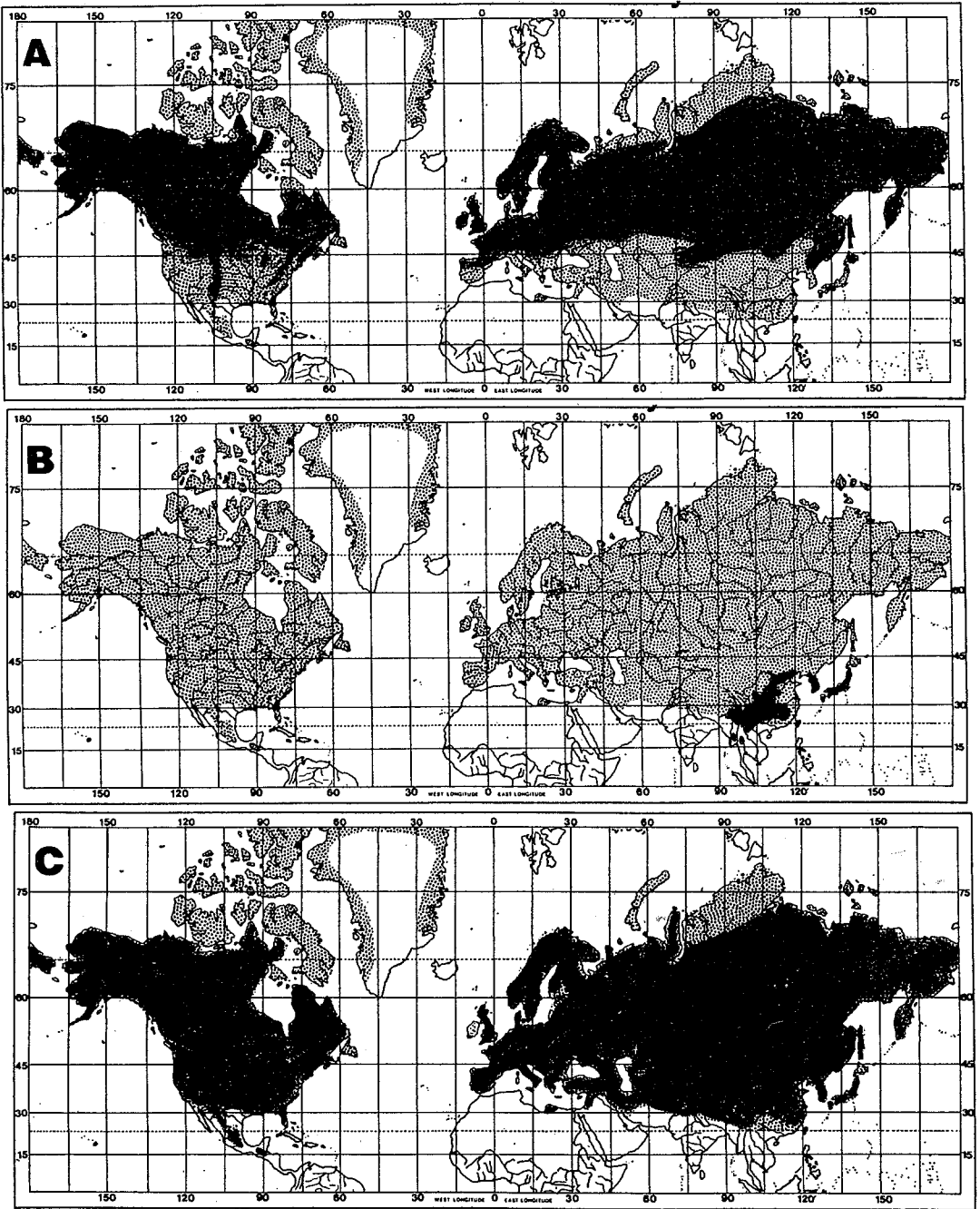


図9. ハタネズミ亜科における3属の地理的分布。A: ヤチネズミ属 (*Clethrionomys*), B: ビロードネズミ属 (*Eothenomys*), および C: ハタネズミ属 (*Microtus*)。Carleton and Musser (1984) によるハタネズミ亜科の地理的分布にそれぞれの属の分布を重ねた。ただし、ビロードネズミ属の地理的分布によって(金子, 未発表), ハタネズミ亜科のユーラシア大陸南部における分布の南限は少し南(約北緯15度)に下がる。

布している。すなわち、新大陸ではメキシコハタネズミ *Microtus mexicanus*、カゲハタネズミ *M. umbrosus*、オアカハタネズミ *M. oaxacensis*、およびグアテマラハタネズミ *M. guatemalensis* が分布の南限に棲み、それは北緯 15 度であった。しかし、旧大陸では北緯 22.5 度付近が分布の南限とする図が示されている。ところが後述するように、今回の筆者の研究によってピロードネズミ類が旧大陸のインドシナ半島の高標高地帯に分布することがわかり、その南限は北緯 18 度近くとなったので従来よりも南下した(図 9-B)。この問題は氷期におけるハタネズミ亜科の分布の変遷を考える際に興味あるテーマであると考えられる。

第二に、ヤチネズミ属 *Clethrionomys* の地理的分布を示す(図 9-A)。この属は旧大陸と新大陸の両方に分布している。ヒメヤチネズミ *C. rutilus* を除いた、アジアにおけるヤチネズミ属では(図 10)、タイリクヤチネズミ *C. rufocanus* やヨーロッパヤチネズミ *C. glareolus* は東西方向に帯状に広く分布している。それらの分布とは離れた南の地点に、チエンシャンヤチネズミ *C. centralis* (= *frater*) やムクゲネズミ *C. rex* のような狭い分布域をもつ種が分布する。

第三に、ヤチネズミ属に近縁で、臼歯に歯根が一生成形されないピロードネズミ属 *Eothenomys* とコウザンネズミ属 *Alticola* では(図 11)、それらの地理的分布がアジア大陸に限られ、東側にピロードネズミ属が、西側にコウザンネズミ属がチベット高原をとり囲むようにして南北方向に分布していることがわかる。したがって、氷期と間氷期に分布の拡大や縮小がおこなわれたものと考えられる。

ところで、ピロードネズミ属の種分化はインドシナ半島から中国および朝鮮半島にかけてみら

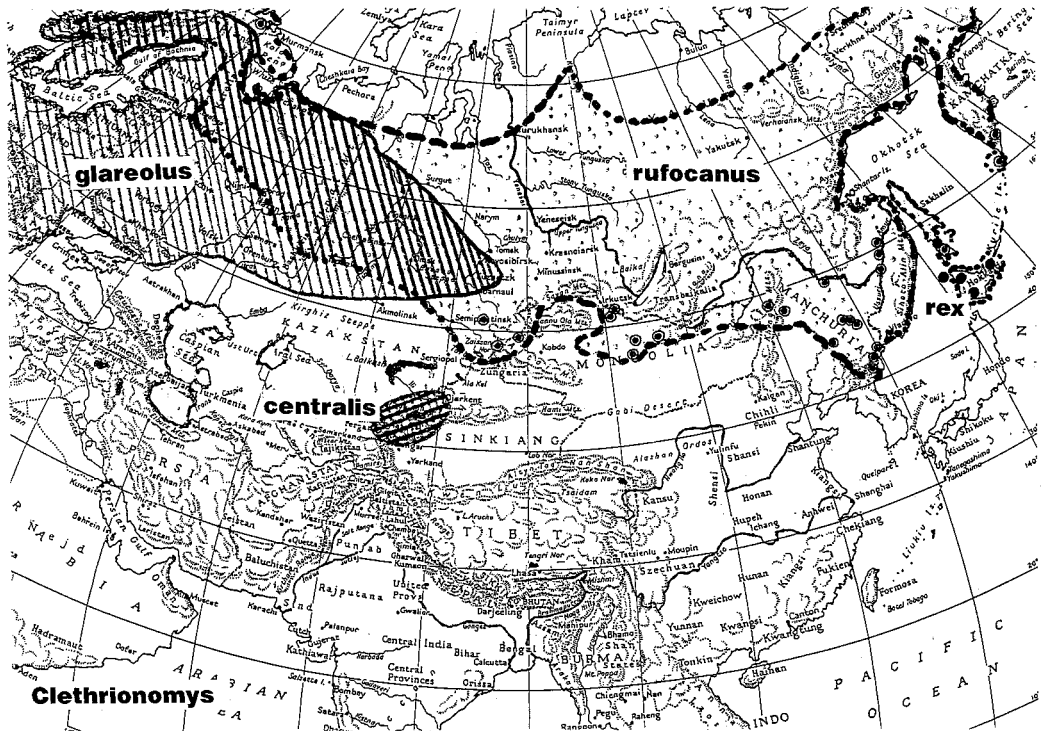


図 10. ヤチネズミ属 (*Clethrionomys*) の地理的分布 (金子, 原図)。ヒメヤチネズミ *C. rutilus* は除かれている。● (*C. rex*) と● (*C. rufocanus*) は筆者が直接調査した標本の採集地。

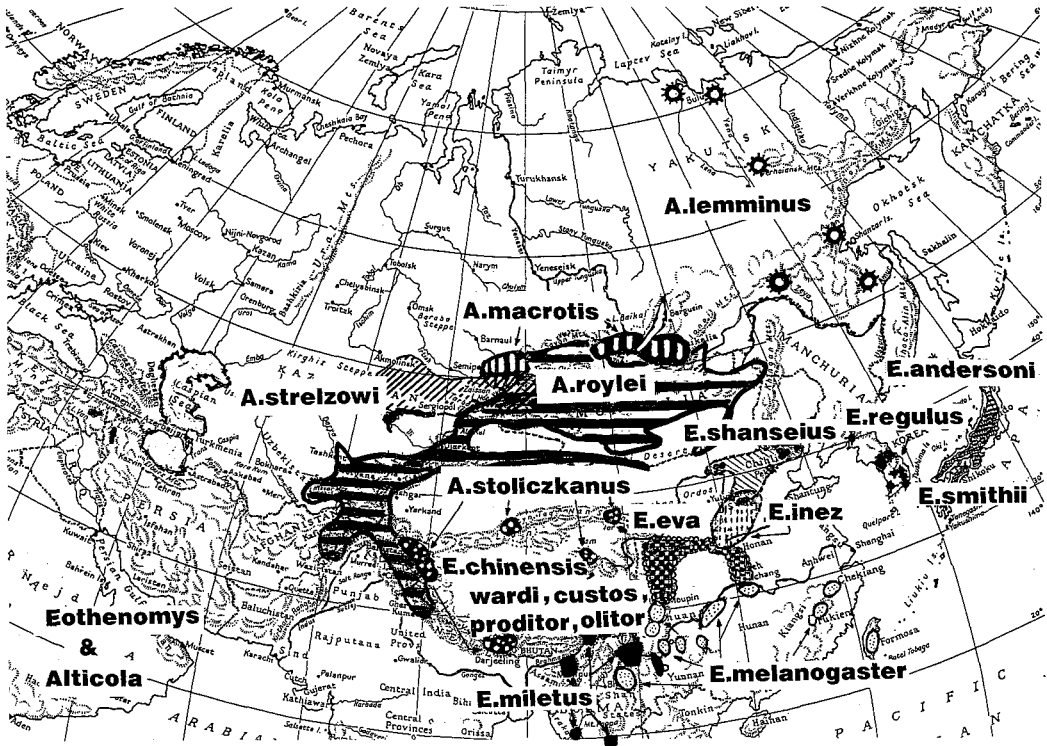


図 11. ピロードネズミ属 (*Eothenomys*) とコウザンネズミ属 (*Atticola*) の地理的分布. 北緯 102-104 度・東経 23-30 度に分布するシナピロードネズミ *E. chinensis*, クロミビロードネズミ *E. olitor*, ワードピロードネズミ *E. wardi*, タカネピロードネズミ *E. proditor*, およびチビアシピロードネズミ *E. custos* の位置は狭いので図中には示していない. ピロードネズミ *E. melanogaster* とウンナンピロードネズミ *E. miletus* の分布地点は筆者の未発表調査にもとづく.

れる。また、それらの地理的分布は異所的ではなく、一部同所的な様相を示し分布が重なりながら南北に広がっている。とくに中国の雲南省と四川省での種分化は顕著である。筆者は、現在とくに中国南部からヴェトナム、ビルマ、タイ、およびインドに分布するこの属の分類をしているが、この属の南限は Carleton and Musser (1984) よりも南の高標高に位置することが博物館標本の最近の調査でわかった。この分布の南限はアジアのハタネズミ属のそれよりもさらに南方であるが、新大陸におけるハタネズミ属の分布の南限（高標高）にほぼ等しい緯度である。

第四に、コウザンネズミ属の分類はユキミヤマネズミ *Atticola lemminus* を含めてまだ完成されていないので、地理的分布も確定したものではない(図 11)。Corbet (1978) によると、ユキミヤマネズミはピロードネズミ属に位置づけられる。全体としてヒマラヤ山脈からチベット高原の西部の山脈の摺曲にそのような地理的分布である。興味深いことに、プラマプトラ川をはさんで東がピロードネズミ属であり、西がコウザンネズミ属である。この川はチベット高原からヒマラヤ山脈を横断してベンガル湾に注いでおり、起源が古いと考えられる。この川が両属の地理的な隔離になんらかの影響を与えているのであろう。

第五に、45-60 種いるハタネズミ属 *Microtus* のうち、キタハタネズミ *M. agrestis* を除いたアジア

アのハタネズミ属の地理的分布を検討する(図12)。ハタネズミ属の地理的分布はほぼハタネズミ亜科と同一である(図9-C)。地理的分布のパターンは東西に帯状である。アイルランドや北海道・四国のように分布の東端と西端の島ではハタネズミ属が生息しない島がみられる。また、旧大陸のほうが新大陸に比べ分布の南限が北にある。旧大陸における南方の地域はビロードネズミ属によって占められたようにみえる。

ツンドラハタネズミ *Microtus oeconomus* はツアイダム盆地を囲む山脈の地域で不連続な分布を示し、他の地域から取り残されたようになっていいる。このネズミは日本には現在分布していないが、最終氷期には本州、九州、および宮古島にも分布していたので(Kawamura, 1988; Kaneko and Hasegawa, 1995)、氷期には現在よりもっと南に分布をもっていたと考えられる。また、最終氷期のヨーロッパにおいてはこのネズミの分布南限はアルプス山脈であったが、オランダやハンガリーには遺存個体群がみられる(Chaline, 1987)。

なお、旧大陸におけるハタネズミ属の分布南限付近において、いくつかの種は極端に地理的分

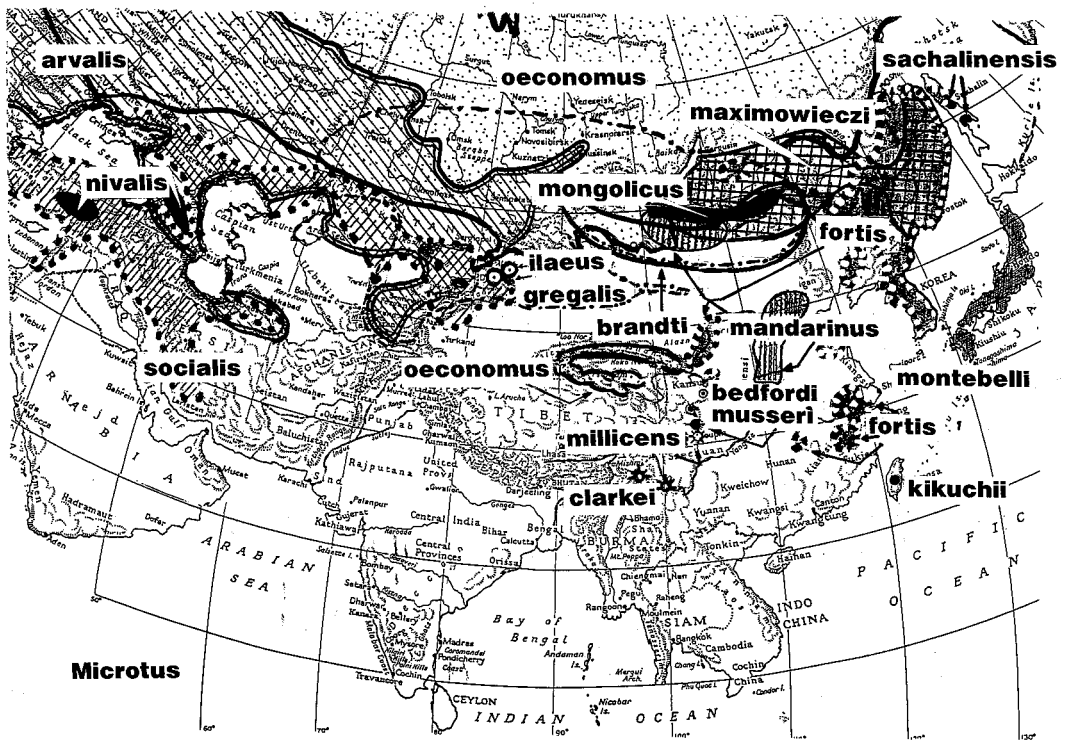


図12. ハタネズミ属 (*Microtus*) の地理的分布(金子, 原図)。キタハタネズミ *M. agrestis* は除かれている。ハタネズミ *M. montebelli* は本州・九州・佐渡および能登島に分布する。ツンドラハタネズミ *M. oeconomus* (太い実線) の分布の南限はヨーロッパではウクライナからアジアではカザクスタン北部、モンゴル北部からアムール川およびスタノボイ山脈である。ホソガオハタネズミ *M. gregalis* (一点鎖線) は南は天山山脈、北はバイカル湖を通る線に分布し、プラントハタネズミ *M. brandti* (太い楕円形をした実線) はモンゴルを中心に分布し、シャカイハタネズミ *M. socialis* (太い破線) はトルコ・ペルシャから東は天山山脈まで分布する。ヨシハタネズミ *M. fortis* (太い破線で囲まれ中が黒) はロシアでは沿海地方・バイカル湖東部と南部、中国東北部・揚子江下流部南・黄河オルドス砂漠西部、朝鮮半島に、アムールハタネズミ *M. maximowiczii* (格子) はロシア沿海地方からバイカル湖まで分布する。

布域が限定されている。すなわち、クラークハタネズミ *M. clarkei*, スーチョワンハタネズミ *M. millicens*, マサーハタネズミ(新称) *M. musseri*, ベッドフォードハタネズミ *M. bedfordi*, およびキクチハタネズミ *M. kikuchii* である。

第六に、マツネズミ属 *Pitymys* の地理的分布について述べる(図13)。この属は、前述したようにハタネズミ属 *Microtus* に分類されることもある。ヨーロッパから西アジアを経て、前述したブラマプトラ川を横切って中国の四川省や甘肅省にまで、ハタネズミ属の分布の南縁を広く取り囲んで東西方向の分布パターンを示す(この東西方向の分布パターンは図の西側であるヨーロッパ大陸においてもみられる: Chaline, 1987)。ブラマプトラ川をはさんでピロードネズミ属とコウザンネズミ属の分布が不連続になった現象と比べると、第一の理由としては、この両属とマツネズミ属は分布拡大の時期を異にしているのかもしれない。第二には、ブラマプトラ川がこれらの属のネズミに及ぼす地理的隔離効果が異なるのかもしれない。Chaline (1987) はヨーロッパにおけるこの属の分布と種分化には、氷期が影響していると考えている。なお、中国およびヒマラヤ山脈に分布するマツネズミ属の種は1種かそれ以上かなど、分類学上の問題を残している。

最後に、ネズミ亜科のアカネズミ属 *Apodemus* のセスジネズミ *A. agrarius* を除いた地理的分布によれば(図14)、属全体としてはチベット高原を取り囲むような分布パターンを示している。アジアにおける分布をみると、東にはハントウアカネズミ *A. peninsulae*, タツアカネズミ *A. draco*, およびオオミモリアカネズミ *A. latronum* が分布し、西はモリアカネズミ *A. sylvaticus* が北緯20度まで分布している。ヒマラヤアカネズミ *A. gurkha* は従来の研究ではハントウアカ

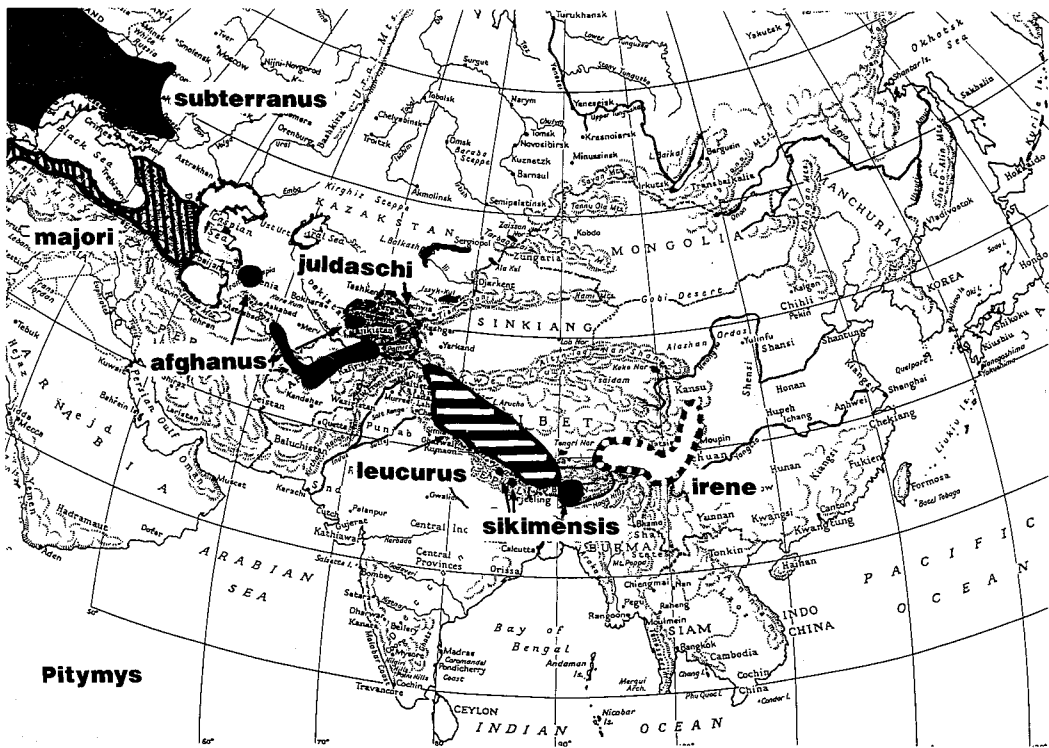


図13. マツネズミ属 (*Pitymys*) の地理的分布(金子, 原図)。

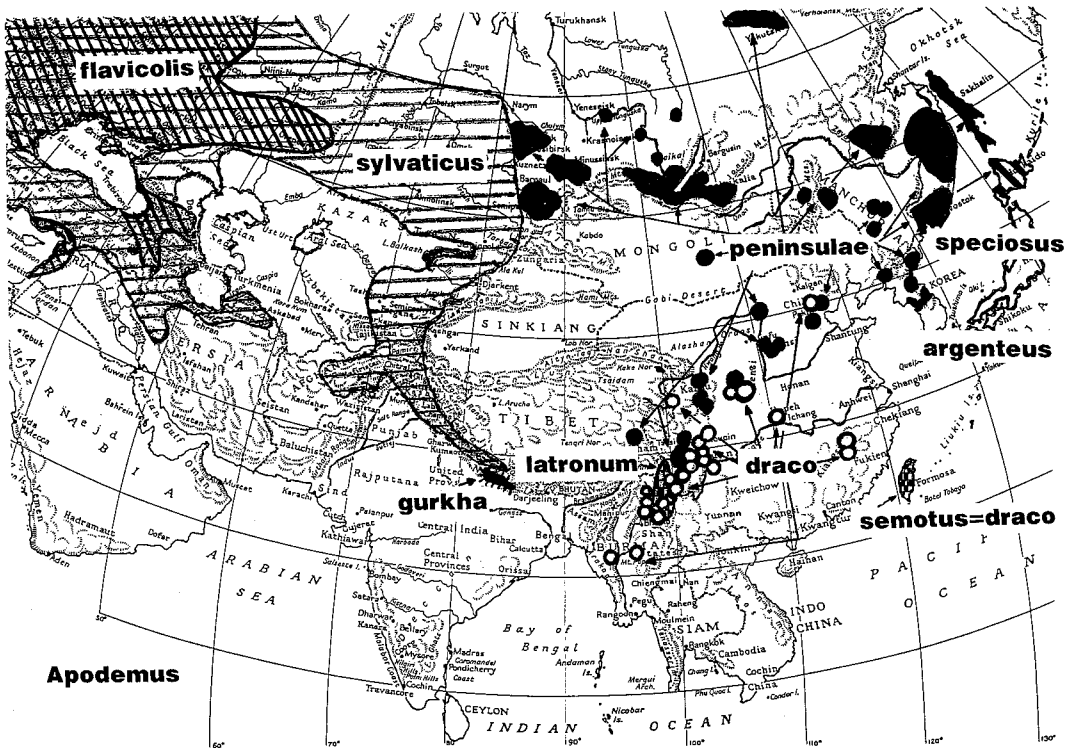


図 14. アカネズミ属 (*Apodemus*) の地理的分布 (金子, 原図). セスジネズミ *A. agrarius* は除かれている。日本ではアカネズミ *A. speciosus* とヒメネズミ *A. argenteus* は北海道・本州・九州に、ハントウアカネズミ *A. peninsulae* は北海道にのみ分布する。

ネズミ *A. peninsulae* などと同じ系統であると考えられているので、ブラマプトラ川を渡って西に分布を広げたということになる。なお、アカネズミ属はインドシナ半島から中国や日本でいくつかの種に分化しており、この現象は前述したビロードネズミ属に類似している。セスジネズミを除いて3種のアカネズミ属 (*A. speciosus*, *A. argenteus* および *A. peninsulae*) が分布するのは北海道だけである。

中国大陸のアカネズミの地理的分布 (図 13) は Musser *et al.* (1996) の分類学的研究にしたがって作成した。彼らの種の同定の基準はまだあいまいであり、博物館標本の採集地点の緯度および経度化は充分ではない。しかし、彼らが中国における種分化や分布研究を視野に入れていることは明らかである。米国の博物館にはこれらの地域の多数の標本があるので、米国の哺乳類研究者たちの仕事が軌道にのれば形態的な研究だけではなく、種々の試みができるであろう。この地域は地形が複雑なため、地理的分布を考えるには絶好の場所であると考えられる。日本の小哺乳類の起源を考えるにはこの地域は欠くことができないので、我々も今後この地域での研究の蓄積をしていかなければならないであろう。

東アジア大陸を鳥瞰すると、まず東アジアの東部における中国大陸南部やインドシナ半島から朝鮮、および日本まで不連続な山脈と大きな河川や海がみられる。これに対して、チベット高原の西側ではほぼ連続した山脈がアフガニスタンから北側にのび、少なくとも沿海地方北部のス

タノボイ山脈まで続く。また、アフガニスタンから西へ、イランやトルコの東への山脈状の回廊がみつかる。東アジア東部ではピロードネズミ属やアカネズミ属がいくつかの種に分かれながら、南北方向の分布パターンを示していた。この地域の山脈が不連続であるので、氷期と間氷期に分布が南北方向に縮小や拡大を繰り返した場合、種の細分化が生じやすかったと思われる。他の哺乳類においても、東西方向や南北方向での地理的分布と東アジア地域の地形との対応が、種分化の問題を考えるきっかけを提供してくれると考えられる。

稿を終えるにあたって、シンポジウムの企画と実行において、発表の機会を与えてくださった白石哲前会長に謝意を表す。

引用文献

- Abe, H. 1971. Small mammals of central Nepal. J. Fac. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo, 56: 367-423.
- Allen, G. M. 1924. Microtines collected by the Asiatic expeditions. Amer. Mus. Novit., 133: 1-13.
- Allen, G. M. 1940. Mammals of China and Mongolia. Part 2. Publ. Amer. Mus. Nat. Hist., Central Asiatic Exped., 11: 621-1350.
- Anderson S. and J. Knox Jones, Jr. 1967. Recent Mammals of the World. A Synopsis of Families. The Ronald Press Comp., New York, 453pp.
- Boursot, P., F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, J. Catalan, H. Yonekawa, P. Orsini, S. Guerasimov and L. Thaler. 1984. Introgression différentielle des génomes nucléaires et mitochondriaux chez deux semi-espèce européennes de Souris. C. R. Acad. Sc. Paris, 299 Sér. 3: 365-370.
- Carleton, M. D. and G. G. Musser. 1984. Muroid rodents. In (S. Anderson and J. Knox Jones, Jr., eds.) Orders and Families of Recent Mammals of the World, 2nd ed. pp.289-379. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, and Singapore.
- Chaline, J. 1987. Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. Evol. Biol., 21: 237-310.
- Corbet, G. B. 1963. An isolated population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* with aberrant dental pattern. Proc. Zool. Soc., London, 140: 316-319.
- Corbet, G. B. 1978. The Mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review. Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cornell Univ., London and Ithaca, 314pp.
- Corbet, G. B. and J. E. Hill. 1980. A World List of Mammalian Species. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 226pp.
- Corbet, G. B. and J. E. Hill. 1986. A World List of Mammalian Species. 2nd. ed. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 254pp.
- Corbet, G. B. and J. E. Hill. 1991. A World List of Mammalian Species. 3rd. ed. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 243pp.
- Ellerman, J. R. 1941. The Families and Genera of Living Rodents. Vol.2. Family Muridae. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 690pp.
- Ellerman, J. R. and T. C. S. Morrison-Scott. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 810pp.
- Gemmeke, H. and J. Niethammer. 1982. Zur Charakterisierung der Waldmause (*Apodemus*) Nepals. Z.

- Säugetierk., 47: 33-38.
- Gromov, I. M. and I. Ya. Polyakov. 1977. [Fauna of the USSR, Mammals.], 3(8): 1-725. (translated from Russian, Smithsonian Inst. Libraries and the Nat. Sci. Found, Washington)
- Hinton, M. A. C. 1926. Monograph of Voles & Lemmings. Living and Extinct. Vol.1. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 210pp.
- Honacki, J. H., K. E. Kinman and J. W. Koepple. 1982. Mammal Species of the World. Allen Press and Assoc. Syst. Coll., Lawrence, Kansas, 694pp.
- Imai, H. T. and R. H. Crozier. 1980. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution. Amer. Nat., 116: 537-569.
- Kaneko, Y. 1990. Identification and some morphological characters of *Clethrionomys rufocanus* and *Eothenomys regulus* from USSR, northeast China, and Korea in comparison with *C. rufocanus* from Finland. J. Mamm. Soc. Jpn., 14: 129-148.
- Kaneko, Y. 1992. Identification and morphological characteristics of *Clethrionomys rufocanus*, *Eothenomys shanseius*, *E. inez* and *E. eva* from the USSR, Mongolia, and northern and central China. J. Mamm. Soc. Jpn., 16: 71-95.
- 金子之史. 1992. 四国における野ネズミ 3種の地形的分布. 日本生物地理学会会報, 47: 127-141.
- Kaneko, Y. and Y. Hasegawa. 1995. Some fossil Arvicolid rodents from the Pinza-Abu Cave, Miyako Island, the Ryukyu Islands, Japan. Bull. Biogeogra. Soc. Jpn., 50: 23-37.
- Kawamura, Y. 1988. Quaternary rodent fauna in the Japanese Islands (Part 1). Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Geol. & Mineral., 53: 31-348.
- 北川 修. 1991. 集団の進化. 東京大学出版会, 東京, 131 pp.
- Martens, J. and J. Niethammer. 1972. Die Waldmause (*Apodemus*) Nepals. Z. Säugetierk., 3: 144-154.
- Matthey, R. 1973. The chromosome formulae of eutherian mammals. In (A. B. Chiarelli and E. Capanna, eds.) Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. pp.531-553. Academic Press, London and New York.
- May, R. M. 1990. How many species? Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B, 330: 293-304.
- Miller, G. S., Jr. 1896. Genera and subgenera of voles and lemmings. North Amer. Fauna, 12: 1-85.
- Musser, G. G. and M. D. Carleton. 1993. Family Muridae. In (D. E. Wilson and D.-A. M. Reeder, eds.) Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. 2nd ed. pp.501-755. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Musser, G. G., E. M. Brothers, M. D. Carleton and R. Hutter. 1996. Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus-Sylvaemus* problem. Bonn. zool. Beitr., 46: 143-190.
- Niethammer, J. 1969. Die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* (Linne, 1758), in Afghanistan. Säugetierk. Mitt., 2: 121-128.
- Niethammer, J. 1970. Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. Bonn. Zool. Beitr., 21: 1-24.
- Ogenv, S. I. 1950. Mammals of the USSR and Adjacent Countries. Vol.7 Rodents. Israel Prog. Sci. Trans. published in 1964, 626pp.
- 大羽 滋. 1977. 集団の遺伝. 東京大学出版会, 東京, 164 pp.
- Orsini, Ph., F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerashimov and L. Thaler. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. II. Critères d'identification, répartition et

- caractéristiques écologiques. Z. Säugetierk., 48: 86-95.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85: 1-350.
- Thomas, O. 1897. On the genera of rodents: an attempt to bring up to date of the current arrangement of the order. Proc. Zool. Soc., London, 1896: 1012-1028.
- Tokuda, M. 1941. A revised monograph of the Japanese and Manchou-Korean Muridae. Trans. Biogeograph. Soc. Jpn., 4: 1-155.
- Wilson, D. E. and D. A. M. Reeder, eds. 1993. Mammal Species of the World. 2nd ed. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1206pp.
- White, M. J. D. 1978. Modes of Speciation. W. H. Freeman and Comp., San Francisco, 455pp.
- Zagorodnyuk, I. V. 1990. Karyotypic variability and systematics of the Arvicolini (Rodentia). Bestn. Zoologii., 2: 26-37. (in Russian with English summary)
- Zagorodnyuk, I. V. 1991. Spatial karyotype differentiation of Arvicolini (Rodentia). Zool. Zhur., 70: 99-110. (in Russian with English summary)

ABSTRACT

Classification, geographical distribution and speciation in some rodent species of Murinae and Arvicolinae subfamilies

Yukibumi Kaneko

Biological Laboratory, Faculty of Education, Kagawa University, Takamatsu 760, Japan

The number of species in murine and arvicoline rodents listed in Corbet and Hill (1991) is compared with the number listed in Wilson and Reeder (1993), revealing differences. Historic numbers of arvicoline species and genera are reviewed in comprehensive works from Miller (1896) to Musser and Carleton (1993). Distribution maps of *Clethrionomys*, *Eothenomys*, *Alticola*, *Microtus*, *Pitymys*, and *Apodemus* in Asia are provided. The distribution pattern of *Eothenomys* resembles that of *Apodemus*, both of which probably made speciations along latitudinal isolation of populations in southeastern Asia.

Key words: species number, generic number, geography, Arvicolinae, Murinae.

著者：金子之史，〒760 高松市幸町1-1 香川大学教育学部生物学教室