哺乳類科学 38(1):129-144, 1998

特集「哺乳類の類縁をさぐる」

分類と形態からみたビロードネズミ属とヤチネズミ属

金子之史

香川大学教育学部生物学教室

摘 要

日本および東アジアに分布する広義のビロードネズミ属 Eothenomys のネズミは、Corbet and Hill (1991) では 11 種、また Musser and Carleton (1993) では狭義の Eothenomys が 9 種と Phaulomys が 2 種とされている。しかし、これらの学名は原記載以後、種や亜種のレベルだけではなく属のレベルでもさまざまな変遷をし、その分類に関して研究者間で十分な同意はまだえられていない。そこで、これらの種や属の分類に重要な形質である歯根形態や歯紋の特徴について、歴史的な検討をおこなった。

属を識別する形質である歯根は、形成する属(ヤチネズミ属 Clethrionomys)と、終生形成しない属(Aschizomys、Eothenomys、Phaulomys、Craseomys、および Caryomys など)に分けられるが、この変化は成長過程でみられる連続的な現象である。また、上顎臼歯紋の種による特徴も連続的に移行している。さらに、上顎第三臼歯紋の後環の歯冠形態についても年齢的な変化における単純型と複雑型の出現がこのグループ内では連続していた。今後、変異を考慮してこれらの属の特徴を定めていく必要があろう。

ハタネズミ亜科における属の変遷

ハタネズミ亜科 Arvicolinae における広義のビロードネズミ属 *Eothenomys* のネズミは, Corbet and Hill (1991) では 11 種であるが, Musser and Carleton (1993) では 9 種の *Eothenomys* と 2 種の *Phaulomys* となる。すなわち, 分類学者によって種数や学名は異なっている。

表1にはハタネズミ亜科の属全体を検討した研究者のうち、Miller (1896)、Hinton (1926)、Corbet and Hill (1991)、および Musser and Carleton (1993) による属のリストを示した。

Miller (1896) はハタネズミ亜科を初めて全体として分類学的に扱い,ハタネズミ亜科には Synaptomys, Lemmus, Dicrostonyx, Phenacomys, Evotomys (=現在の Clethrionomys), Microtus, および Fiber (=現在の Ondatra) の7属あると考えた。彼は,現在は Clethrionomys に 近縁であるとされる Eothenomys, Anteliomys,および Alticola を Microtus 属の亜属とした。その理由は、歯根の有無の形質を口蓋骨末端の形状 (棚の有無)よりも重要視したからである (図1).

Hinton (1926) は Hinton (1923) を受けて、ハタネズミ属のグループ (*Microtus*, *Arvicola*, *Pitymys*, および *Phenacomys* など) とヤチネズミ属のグループ (*Clethrionomys*, *Aschizomys*,

表1. 主要文献におけるハタネズミ亜科の現生属名のリスト.

Miller (1896)		Hinton (1926)		Corbet and Hill (1991)	Musser and Carleton (1993)
Genera	Subgenera	Genera	Subgenera	Genera	Genera
Synaptomys Lemmus Dicrostonyx Phenacomys Evotomys Microtus	Synaptomys Mictomys Microtus	Group Lemmni Dicrostonyx Synaptomys Myopus Lemmus Group Microti	Synaptomys Mictomys	Dicrostonyx Synaptomys Myopus Lemmus Clethrionomys Eothenomys Alticola	Alticola Arborimus Arvicola Blanfordimys Chionomys Clethrionomys Dicrostonyx
TIA DOT O DODO	Eothenomys Anteliomys Lagurus Alticola Hyperacrius	Evotomys Aschizomys Eothenomys Anteliomys Alticola	Alticola	Hyperacrius Dinaromys Arvicola Ondatra Neofiber	Dinaromys Ellobius Eolagurus Eothenomys Hyperacrius
	Phaiomys Pedomys Pitymys Chilotus Arvicola Neofiber	Hyperacrius Ondatra Neofiber Dolomys Phenacomys Arvicola	Platycranius	Phenacomys Pitymys Microtus Lemmiscus Lagurus Eolagurus Prometheomys	Lagurus Lasiopodomys Lemmiscus Lemmus Microtus Myopus Neofiber
Fiber		Phaiomys Pitymys Neodon Pedomys Proedromys Microtus Chilotus Lasiopodomys Lagurus Orthriomys Heptomys Prometheomys Ellobius	Pitymys Micrurus	Ellobius	Ondatra Phaulomys Phenacomys Proedromys Prometheomys Synaptomys Volemys

Eothenomys, Anteliomys, および Alticola) を区別した。その識別特徴には口蓋骨末端の形状をあげた。さらに,後者のグループ内では成体が歯根を形成するのは Clethrionomys 属だけであり,他の属は終生歯根を形成しないという識別特徴を示した。すなわち,口蓋骨末端の形状を歯根の有無(Miller, 1896)よりも重要視した。

Ellerman (1941) は Hinton (1926) の属のリストに *Blanfordimys* を加え *Chilotus* 属を *Microtus* 属に含めた。それ以外では属のリストは Hinton (1926) と変わりはない。

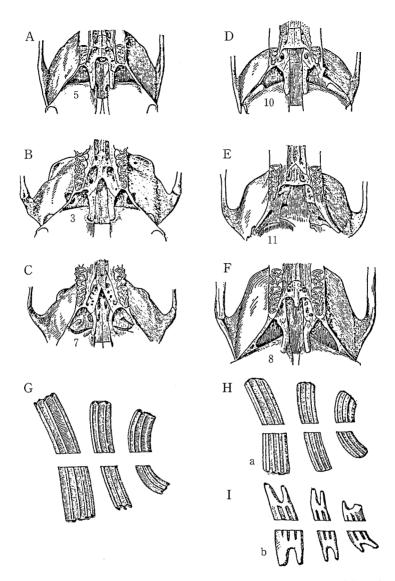


図 1. ハタネズミ亜科数種における口蓋骨末端の形状 (A-F) と歯根形成の有無 (G-I) (Miller, 1896 より).

A: Microtus arvalis, B: Pitymys pinetorum, C: Arvicola arvicoloides, D: Clethrionomys glareolus, E: Eothenomys melanogaster, F: Anteliomys chinensis, G: Microtus alleni, H: Clethrionomys の対体, I: Clethrionomys の対体.

Corbet and Hill(1991)および Musser and Carleton(1993)には属の定義は明示されていない。Corbet and Hill(1991)には Pitymys があるがこれは Musser and Carleton(1993)では Microtus に含まれ,Musser and Carleton(1993)にある Blandfordimys,Chionomys,Lasiopodomys,Phaulomys,Proedromys,および Volemys は Corbet and Hill(1991)ではみられない。

広義のビロードネズミ属 Eothenomys における亜属や属の変遷

表 2 には広義のビロードネズミ属に含まれると考えられる 23 種 9 亜種の学名と,属あるいは亜属とその模式種を,それぞれ記載の年号順に示した。ただし,分類の変更に関係した学名も若干加えた。

亜属 Eothenomys は Miller (1896) によって記載された。Milne-Edwards (1872) が新種とした中国四川省のビロードネズミ Arvicola melanogaster を模式種とし、口蓋骨末端が Evotomys 様であるが、臼歯紋の構造については十分な記述はしていない (Miller, 1896)。 亜属 Eothenomys は、Hinton (1923) によって属に格上げされるまで 6 種が記載され、そのうち melanogaster には 基亜種を含め 4 亜種が記載された (表 2)。 すなわち、Microtus (Eothenomys) olitor、Microtus (Eothenomys) aurora、Microtus (Eothenomys) mucronatus、Microtus (Eothenomys) cauchinus、Microtus (Eothenomys) bonzo、Arvicola melanogaster = Microtus (Eothenomys) melanogaster melanogaster、Microtus (Eothenomys) melanogaster colurnus、Microtus (Eothenomys) melanogaster eleusis、および Microtus (Eothenomys) melanogster miletus である。

亜属 Anteliomys も Miller (1896) によって記載された. Thomas (1891) が新種としたシナビロードネズミ Microtus chinensis を模式種とし、口蓋骨末端は Eothenomys 様であるが、末端中央部に小さな突起をもっているとなっている。 臼歯紋の構造についてはやはり十分な記述はない (Miller, 1896)。 亜属 Anteliomys は、Hinton (1923) によって属に格上げされるまで 3 種が記載され、そのうちの 1 種 chinensis には基亜種を含んで 2 亜種が記載された(表 2)。 すなわち、Microtus (Anteliomys) wardi、 Microtus (Anteliomys) custos、 Microtus (Anteliomys) chinensis chinensis、および Microtus (Anteliomys) chinensis tarquinius である。

亜属 Craseomys は Miller(1900)によってタイリクヤチネズミ Evotomys rufocanus を模式種とし、Evotomys 属内に設定された。その特徴は、歯根の形成が遅いことや、ハタネズミに似て頭骨が角張っていることなどである。この亜属に含まれる種ははじめはタイリクヤチネズミだけであったが、その後増えた。

亜属 Phaulomys は Thomas (1905 a) によって記載された。Thomas (1905 a) が新種とした神戸産のスミスネズミ Evotomys (Phaulomys) smithii を模式種とし、全体の形状は亜属 Evotomys に位置し、成体でも歯根がなく、もし歯根があったとしても Craseomys のように成長が進んでからみられる。臼歯紋や臼歯幅の狭さの点で Evotomys、Craseomys および Anteliomys とは異なっている。Thomas (1905 a) ではこの亜属にはスミスネズミしかなかった。この学名は Thomas (1905 c) でも用いられた。

日本産のエゾヤチネズミとヤチネズミは 1905 年に記載された (Thomas, 1905b). しかし, Thomas (1905 b) と Thomas (1905 c) との間で学名が変化し、エゾヤチネズミは Evotomys bedfordiae から Evotomys (Craseomys) bedfordiae, 東北産のヤチネズミは Evotomys andersoni から Evotomys (Craseomys) andersoni と亜属 Craseomys に位置づけられた。したがって、これらの種は歯根は形成されるが、その仕方は遅いと考えられていた。

さらに、Thomas (1907 a, 1908 b) は *Craseomys* を亜属から属にし、朝鮮産のコウライヤチネズミ *Craseomys regulus* と中国華北産のサンセイヤチネズミ *Craseomys shanseius* を記載した。 さらに、Thomas (1907 c, 1909) でも同様な学名を用いた。また、エゾヤチネズミも *Craseomys bedfordiae* となり (Thomas, 1907b)、新潟県赤倉産のヤチネズミ *Craseomys niigatae* (Anderson,

表 2. ビロードネズミ属のネズミの原記載の年号と学名(引用文献からは省略)。

1850年	Clethrionomys Tilesius Type: Mus rutilus Pallas, 1779
1874年	Evotomys Coues 1874 Type: Mus rutilus Pallas, 1779
1872年	Arvicola melanogaster Milne-Edwards, 1872
1891年	Microtus chinensis Thomas, 1891
1896年	Eothenomys Miller 1896 Type: Arvicola melanogaster Milne-Edwards, 1872
	Anteliomys Miller 1896 Type: Microtus chinensis Thomas, 1891
1898年	Aschizomys lemminus Miller, 1898
	Aschizomys Miller 1896 Type: Aschizomys lemminus Miller, 1898
1900年	Craseomys Miller 1900 Type: Hypudaeus rufocanus Sundevall, 1846
1905年	Evotomys (Phaulomys) smithii Thomas, 1905
	Phaulomys Thomas 1905 Type: Evotomys (Pahulomys) smithii Thomas, 1905
	Evotomys bedfordiae Thomas, 1905
	Evotomys andersoni Thomas, 1905
1907年	Craseomys regulus Thomas, 1907
1908年	Craseomys shanseius Thomas, 1908
	Microtus (Eothenomys) inez Thomas, 1908
1909年	Craseomys niigatae Andersoni, 1909
1910年	Microtus (Eothenomys) nux Thomas, 1910
1911年	Microtus (Caryomys) eva Thomas, 1911
	Microtus (Caryomys) alcinous Thomas, 1911
	Caryomys Thomas 1911 Type: Microtus (Caryomys) eva Thomas, 1911
	Microtus (Eothenomys) olitor Thomas, 1911
	Microtus (Eothenomys) melanogaster colurnus Thomas, 1911
	Microtus (Eothenomys) melanogaster eleusis Thomas, 1911
1912年	Craseomys aquilus Allen, 1912
	Microtus (Eothenomys) aurora Allen, 1912
	Microtus (Eothenomys) mucronatus Allen, 1912
	Microtus (Anteliomys) wardi Thomas, 1912
	Microtus (Anteliomys) chinensis tarquinius Thomas, 1912
	Microtus (Anteliomys) custos Thomas, 1912
1914年	Microtus (Eothenomys) melanogaster miletus Thomas 1914
1921年	Microtus (Eothenomys) cauchinus Thomas, 1921
1922年	Microtus (Eothenomys) bonzo Cabrera, 1922
1923年	Eothenomys melanogaster confinii Hinton, 1923
	Eothenomys melanogaster libonatus Hinton, 1923
	Eothenomys proditor Hinton, 1923
	Eothenomys fidelis Hinton, 1923
1924年	Microtus (Anteliomys) custos rubellus Allen, 1924
1932年	Eothenomys (Anteliomys) custos hintoni Osgood, 1932
1937年	Eothenomys kanoi Tokuda and Kano, 1937
1939年	Microtus inez jeholicus Kuroda, 1939
1957年	Eothenomys kageus Imaizumi, 1957
_	

1909)や中国湖北省産のビロードネズミの1種 Craseomys aquilus (Allen, 1912) の原記載においても Craseomys が用いられた。したがって、これらの種も歯根の形成の遅い属として位置づけられたことがわかり、現在の属の定義にしたがえば広義の Clethrionomys になる。なお、日本のスミスネズミと本州産ヤチネズミも長い間 Clethrionomys 属とされ、スミスネズミは今泉(1949) によって、ヤチネズミは Imaizumi (1957) によって、それぞれ歯根を形成しない属と初めて認識された。しかし、スミスネズミはビロードネズミ属とされたが、ヤチネズミはシベリア東北部に

類縁種をもつニイガタヤチネズミ属 *Aschizomys* に位置づけられた (Imaizumi, 1957; 今泉, 1960, 1965).

新亜属 Caryomys は Thomas (1911) によって Microtus 属内に設定された。模式種は Thomas (1908 a) で記載された中国華北産のイネツビロードネズミ Microtus inez である。外観と頭骨の一般的特徴は Eothenomys 様である。臼歯の歯冠のエナメル質が Eothenomys ではたいていの場合開いているのに対して、Caryomys では閉じた三角形を形成する。また、上顎第一と第二臼歯の舌側の付加的な凸角が小さくなっている。亜属 Caryomys に属する種には、Hinton(1923)によって属に格上げされるまで、中国華中産のビロードネズミの4種 Microtus (Caryomys) inez、Microtus (Caryomys) nux、Microtus (Caryomys) eva、および Microtus (Caryomys) alcinous があげられた。

これらの亜属 Eothenomys, Caryomys および Anteliomys は,Hinton (1923) によって属に格上げされた。これら 3 属は歯根を終生生じないが,Clethrionomys と同様な口蓋骨末端の特徴を持ち腹部に 2 対の乳頭をもつ。属の識別特徴としては,Eothenomys は眼窩間幅が広く下顎第一臼歯のエナメル質が開いた三角形であり,Caryomys は眼窩間幅が広く下顎第一臼歯が Microtus のように閉じた三角形であり,また Anteliomys は眼窩間幅が狭く下顎第一臼歯は Eothenomys 様であった。

Hinton (1926) はこれら Eothenomys, Caryomys および Anteliomys 属の定義をさらに変更した。Eothenomys と Anteliomys の識別特徴として、Eothenomys では上顎第一臼歯の舌側に 4 凸角あり上顎第二臼歯の舌側に 3 凸角があるが、Anteliomys では上顎第一臼歯の舌側には 3 凸角あり上顎第二臼歯の舌側には 2 凸角がある、とした。その結果、Eothenomys には melanogaster、olitor および proditor が、Anteliomys には chinensis、wardi および custos が分類された。彼は Phaulomys、Craseomys および Caryomys の属を認めなかった。

その後、Anteliomys は Osgood(1932)によって Eothenomys との識別特徴がないとして、亜属に位置づけられた。その理由は、Eothenomys proditor の上顎第一と第二臼歯には Anteliomys 様の特徴をもつ標本があるからである。そして亜属 Anteliomys に custos を分類した。

Allen (1940) は Anteliomys だけではなく Caryomys も亜属にした。 亜属内で Eothenomys と Anteliomys の識別は上顎の第一臼歯の舌側の凸角数である。この 2 亜属と亜属 Caryomys のちがいは、前者が下顎臼歯の三角形のエナメル質が合流するが、後者は合流しないこととした。 亜属 Eothenomys に は melanogaster, eleusis, および miletus が、亜属 Anteliomys に は olitor, proditor, chinensis, および custos が、亜属 Caryomys には inez と eva が、それぞれ分類された。この結果、olitor と proditor は Allen (1940) では Anteliomys であるのに対して、Hinton (1926) では Eothenomys と位置づけており、両者で亜属は異なっていた。

Ellerman (1941) は属 *Eothenomys* と属 *Anteliomys* に分類される種を Hinton (1926) と同じにした。Ellerman (1949) は *proditor* と *olitor* は *Anteliomys* と *Eothenomys* の中間的な特徴をもっているので *Anteliomys* が属にはならないと述べ,Osgood (1932) と Allen (1940) の見解に賛成した。

前述したように、属 *Anteliomys* は Osgood (1932) で亜属に下げられたが、Tokuda (1955) はスミスネズミに *Anteliomys* を用いた。ただし、彼は Osgood (1932) と Ellerman (1941, 1949) を文献として参照していない。彼はスミスネズミが custos の特徴をもつので *Anteliomys* であり、*melanogaster* で特徴づけられる *Eothenomys* ではないとした。しかし、スミスネズミに custos と

ビロードネズミ属とヤチネズミ属の分類史

もちがう特徴があるとも述べている.

亜属 Phaulomys は Hinton (1926) で亜属の位置を失ったが、Tanaka (1971) によってスミスネズミの属として再び用いられた。 Tanaka (1971) は比較のために melanogaster のみを用いてスミスネズミを Eothenomys 属ではないとした。さらに、Kawamura (1988) もスミスネズミとヤチネズミに属 Phaulomys を用いた。しかし、その特徴の記述では歯根がある点で Clethrionomys とは識別できても、Eothenomys との識別特徴はよく記述されていない。

亜属 Caryomys も Hinton (1926) で亜属の位置を失っていたが、Ma and Jiang (1996) は inez と eva の染色体数が 2 n = 54 であることから、独立した属 Caryomys inez と Caryomys eva と分類されることを主張した。

以上の分類学の歴史から明らかなように、臼歯紋を特徴とした属や亜属の識別は完全なものではなく、また形態と他の属性との関係も不明である。いままでに報じられた染色体数の研究によると、andersoni、niigatae、smithii、kageus、shanseius、regulus、miletus、および melanogasterは 2n=56 であった(Hsu and Benirschke、1974;呉ほか、1989;Harada et al.、1991;Ma and Jiang、1996;岩佐ほか、1997)。しかし、Ma and Jiang(1996)によって報じられたように inez や eva が従来の染色体数と異なってくると、従来の広義の Eothenomys 属そのものの位置づけに対しても疑問が生じてくる。このような疑問に対応するためには正確な同定基準の確立が第一であろう。というのは、このグループの形態的な同定は大変むずかしいからである。また、形態以外の特徴を扱った場合の標本の保管も、結果を検討するときに欠かすことができないであろう。その上で地理的分布範囲全体にわたった属の特徴の再吟味が必要であると思われる。

ヤチネズミ属とビロードネズミ属の識別形質としての歯根の形成

Hinton (1926) は、日本産のエゾヤチネズミ Craseomys bedfordiae やヤチネズミ Craseomys andersoni と Craseomys niigatae、スミスネズミ Evotomys (Phaulomys) smithii は年齢の異なった個体に対して名付けられた学名であるとして、これらを一括して Evotomys (= Clethrionomys) rufocanus smithii とした。この際、中国大陸や朝鮮半島産のヤチネズミ regulus と shanseius やビロードネズミ類 (inez, nux, eva および alcinous) も一括して、Evotomys rufocanus regulus と Evotomys rufocanus shanseius とした (表 3).

Hinton (1926) は,繁殖活動が早く始まって個体数が多い集団は青年期であり,繁殖活動が一時期低下した集団では亜成体が捕獲され,繁殖が休止した後の集団では成体かあるいは時として老齢個体が捕獲される,という推測によって,はじめに採集個体群の年齢組成を判断した。つぎに,年齢推定の指標に用いた頭蓋基底全長(CBL)の変化と,臼歯の歯根形成の状態とを対比した(表 3)。その結果,サハリン・日本列島(本州・九州・四国)の集団,朝鮮半島の集団,および中国の華北・華中の集団において,それぞれ頭蓋基底全長が増加するにつれて歯根形成が見られるという並行現象をみつけた。その結果,これらの新種に見つけられた特徴は年齢的な変化にすぎないとして,彼はすべての記載された種をタイリクヤチネズミ Evotomys rufocanus として包含した。

この考え方は、一部は Howell (1929) と Allen (1940) に、またほとんど全て Ellerman (1941) と Ellerman and Morrison-Scott (1951) にも引き継がれた。ところが、Corbet (1978) はいままでタイリクヤチネズミとされていた種の中にビロードネズミ属の種が含まれていることをはじ

CBL (mm)	C. rufocanus rufocanus			C. rufocanus shanseius			C. rufocanus regulus			C.rufocanus smithii						
	N	A	В	С	N	A	В	С	N	Α	В	С	N	A	В	С
19-19.9	1	1	0	0												
20-20.9	1	1	0	0									1	1	0	0
21-21.9					1	1	0	0	1	1	0	0	3	3	0	0
22-22.9	1	1	0	0	1	1	0	0	3	3	0	0	7	7	0	0
23-23.9	2*	1	0	0	2	2	0	0	5	5	0	0	14	14	0	0
24-24.9	3	1	2	0	4	4	0	0	4	4	0	0	10	9	1	0
25-25.9	3	1	1	1	4	3	0	1	6	4	2	0	9	7	1	0
26-26.9	7	0	0	7	3	3	0	0	6	4	1	1	14	3	5	6
27-27.9	1	0	0	1	2	2	0	0					5	1	2	2
28-28.9													2	0	0	2
Total	19				15				27				65			

表 3. Hinton (1926) による Clethrionomys rufocanus 亜種の頭蓋基底全長と歯根形成の関係。

めて指摘した。けれども、どの成長段階の標本をみれば歯根形成の有無が判断できるかについては何も述べなかった。また、具体的な標本調査の結果も示さなかった。一方、Aimi(1980)も本州産ヤチネズミが Eothenomys に属することを主張した。しかし、彼は Corbet(1978)は参照しておらず、大陸のヤチネズミ類については Ellerman and Morrison-Scott(1951)の見解にしたがっている。

そこで、筆者は従来中国東北部や朝鮮半島のタイリクヤチネズミ Clethrionomys rufocanus とされる標本と、中国華北部・朝鮮半島に分布するとされるビロードネズミ属 Eothenomys との識別の判断基準を示そうとした。はじめに、フンランド産のタイリクヤチネズミを用いて、歯根形成と臼歯紋に関する年齢変異を調べた(Kaneko, 1990, 1992)。阿部(1976)による歯根の成長を用いた6段階の年齢区分に対して頭蓋基底全長(CBL)は有意な相関を示したので、CBLを便宜的に年齢の尺度とした。また、歯根形成の判定を歯糟基部でおこなうと、CBL \geq 26 mm のすべての個体は実際に歯根を形成している場合にはかならず歯糟基部も消失していた。CBL 別に採集時期と歯根形成(眼窩の歯糟基部による)のちがいをみると、1年の前期(1月から6月)にはCBL \geq 24 mm で歯糟基部が消失して歯根形成がみられるが、後期(7月から12月)になるとCBL \geq 26 mm にならないと歯根形成がみられないことがわかった。

この結果,2属を歯根形成の有無によって識別するためには,採集時期が1年の前期であればタイリクヤチネズミは CBL \geq 24 mm から歯根形成がみられる個体と同定できる。この結果,タイリクヤチネズミは朝鮮半島北部の蓋馬高原以北から中国東北部にかけて分布するが,蓋馬高原から南では歯根形成がみられないコウライヤチネズミ Eothenomys regulus が分布する結果となった。同様な調査をモンゴルから中国華北・華中部についてもおこない,タイリクヤチネズミとサンセイヤチネズミ Eothenomys shanseius との分布境界は北緯 41°付近にあることがわかった。

つぎに、なぜ Hinton (1926) において従来記述された 6 種がすべて Clethrionomys rufocanus になると判断されたのかを検討してみよう。Hinton (1926) が用いた大英自然史博物館の標本か

A:歯の成長が続く、B:歯の成長が止まり歯根基部が閉じる、C:歯根形成、N:個体数

^{* :}歯根の状態が不明な1個体を含む。なお,C. rufocanus smithii の CBL=25-25.9 の数列について,全体の個体数と歯根形成に関する個体数の総和が一致していないが,これはHinton(1926)の原表においてそのようになっていた。

ら採集地点を標本ラベルで調べ、整理をし直した(表 4). すると、彼が見いだした年齢的な変異は、実は地域的な特徴であったことがわかった。すなわち、Hinton (1926) の表によると shanseius では 100 miles NW of Taiyuenfu (山西省大原) の 1 頭のみ、regulus では Potaidon と Pochang (現在の北朝鮮) の標本にのみ、また smithii ではサハリンと北海道産の標本にのみ、それぞれ歯根が形成されていたのである。歯根の有無の特徴は、Hinton (1926) が定めた属の識別特徴であるので、これらの集団は歯根があれば Clethrionomys 属に、歯根がなければ Eothenomys 属に同定されることになる。Hinton (1926) は東アジアの地域をあまり細かく考えずに大きなまとまりで処理したので、このような誤った結果を導いたのであろう。つまり、標本の採集地点を明確に定めることが重要であるという教訓が得られる。

また、inez、nux、eva、alcinous、aquilus、andersoni および smithii の模式標本は、それぞれの原記載では歯根はみられずまた成体と記されていた。ところが、Hinton (1926) では年齢が若くて歯根を形成していない標本と書き直されていた。これは Hinton (1926) が上記の個体群の構成を重視して逆に年齢を判断したことによると思われる。なおその後、ハタネズミ亜科の複数の種では年間の個体群構成は Hinton (1926) が述べるようにはならず、繁殖活動の季節や年次的な変化に関連して変化することがわかっている。

このように、歯根形成という形質は成長過程に伴って生じるので、どの成長段階で歯根形成の有無を判断するかによって属の所属が変更されるという困難さをもっている。Kitahara (1995) は紀伊半島産のヤチネズミの1雄 (796 日齢) の飼育個体が歯根形成の初期的な状態であることを示したが、彼はこれを異常個体と考えた。しかし、この事実は遺伝的にはヤチネズミが歯根形成の能力をもっていることを示しており、この形質が通常なぜ発生しないのかなどさらに検討すべき課題が含まれていると思われる。したがって、歯根形成という形質は単純な 2 分法的な形質で

CBL (mm)	C. rufocanus rufocanus	C. rufocanus shanseius	C. rufocanus regulus	C. rufocanus smithii		
19-19.9						
20-20.9	Irukutsk					
21-21.9		Taiyuen, Taucho	Mingyong			
22-22.9	Lake Baikal	Taiyuen, Kolanchou,	Mingyong	熊本,徳島,兵庫,北海		
		Shangchou, Taipeisan,		道		
		Weichou, Chinling Mts.				
23-23.9	Irukutsk	Taiyuen, Kolanchou,	Chongju, Mingyong,	熊本,徳島,愛媛,高知,		
		Shangchou, Weichou Hupeh	Taiku	兵庫,北海道		
24-24.9	Irukutsk	Taiyuen	Chongju, Seoul,	宮崎,徳島,髙知,北海		
			Mingyong	道,サハリン		
25-25.9	<u>Irukutsk</u>	*100 miles NW of Taiyuen	Potaidon, Pochang,	北海道, サハリン, 新潟,		
	Kamtschatka	Taiyuen	Seoul, Mingyong	岩手		
		NW of Kolanchou				
26-26.9	Lapland	NW of Kolanchou	Chongju, Seoul,	<u>北海道,サハリン</u>		
	Lake Baikal		Potaidon, Mingyong			
	Irukutsku, Kamtschatka					
27-27.9	<u>Irukutsk</u>	Imperial Tombs	Chongju	<u>北海道,サハリン</u>		
28-28.9				サハリン		

表 4. Hinton (1926) が用いた標本を採集地点で標記したもの。

ただし、* 印の標本は CBL が破損しており、切歯先端から第三臼歯後端の長さから CBL がこの範囲であると Hinton (1926) が推定した 1 標本 (BM 8.8.7.83) である。

下線を付した採集地点は歯根形成が認められた標本の採集地点。

138 金子之史

はなく、Clethrionomys と Eothenomys の連続性を示唆しているのかもしれない。

さらに、Clethrionomys rufocanus でも大陸産と北海道産では歯根形成時期は異なるし、北海道内でも地域個体群によって異なっている(Viitala、1971; Abe, 1973, 1976)。この事実をさらに検討することによって、歯根形成の有無がどの程度遺伝的なものかということを考える課題になるであろう。

なお、未解決の問題が中国の華北地方にある。Thomas(1908 b)は Craseomys shanseius を新種記載した際に、100 miles NW of Taiyuenfu(山西省大原)産の1 頭(標本番号 No.1625 = BM 8.8.7.83)には歯根形成がみられると記録した。上述したように、Hinton(1926)はこの1 頭の標本が歯根をもつことから、この集団も Clethrionomys rufocanus と同定した(表3&4)。筆者はこの標本をロンドン自然史博物館で直接観察し、フィンランド産の Clethrionomys rufocanus の CBL と同じ長さで歯根を生じているので、タイリクヤチネズミという同定には誤りはないと考えた。しかし、その後この地域では同様な標本が発見されていないので、採集地点の誤表記もあると思い、この問題はまだ解決できていないとした(Kaneko、1992)。

ところが、Jiang and Ma (1991) は中国山西省寧武県芦芽山(2,000-2,500 m; 38° 39′ Nと 111° 42′ E)で成体 40 頭と亜成体 15 頭を採集し、これらを Thomas(1908 b)が記載した 100 miles NW of Tai-Yuen-Fu 産の Craseomys shanseius と同じ模式産地標本(topotype)とみなした。このうち、50 頭余りの標本の大部分の臼歯は成長が続き無根歯であったが、2 個体は歯根形成の特徴がみられた。さらに、生け捕り個体を飼育したところ歯根形成が認められたので、この地で採集された種は Hinton(1926)がのべるように Clethrionomys rufocanus shanseius だと主張した。しかし、Kaneko(1992)は Thomas(1908 b)の Craseomys shanseius の模式産地(100 miles NW of Tai-Yuen-Fu)は Cao-Chen-Shang であり、37° 54′ Nと 111° 30′ E(標高 2,831 m)の 南陽山であると特定した。この特定は shanseius の採集者である Anderson(1920)と採集同行者である Clarke and Sowerby(1912)および Thomas(1908 b)の記録によった。したがって、Jiang and Ma(1991)が採集した地点は完模式標本産地ではないので、彼らが調査した集団の学名を shanseius と同定することはできない。なお、Kaneko(1992)は論文出版時には Jiang and Ma(1991)を参照できなかった。

ロンドン自然史博物館に所蔵されている shanseius の模式産地標本群では、眼窩間幅が3.6-4.3 mm で上顎第三臼歯紋の頬側第二番の三角形が舌側第二番の三角形とほぼ同じ大きさである。ところが、Jiang and Ma (1991) の標本群では、眼窩間幅が3.2-3.9 mm と狭いこと、舌側第二番の三角形が大きいことから、彼らの標本群のなかにタイリクヤチネズミ Clethrionomys rufocanus と同定されるべき標本が混在している可能性はある。したがって、この山西省にタイリクヤチネズミ個体群が遺存しているのではないかと推測できる。さらに、この地域の標本の形態や染色体、その他の分子生物学的な情報が必要になろう。

上顎第三臼歯紋の成長にともなう変異

ビロードネズミ属の記載された学名のうち,たとえば中国産 10 の種類(melanogaster, eleusis, miletus, olitor, custos, proditor, chinensis, inez, eva, および shanseius) の完模式標本(ただし melanogaster は除く)について、上顎臼歯紋を示した(図 2)。上顎第一臼歯の舌側に第四の凸角がある種からない種まで連続的な移行がある。上顎第二臼歯の舌側の第三の凸角にも同様

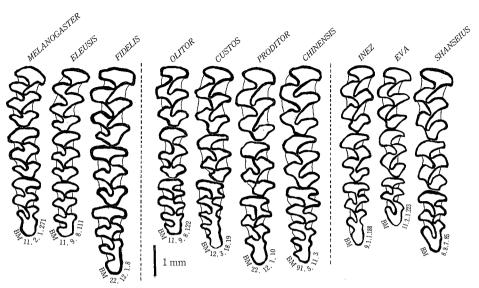


図2. 広義のビロードネズミ属の模式標本(ただし melanogaster は除く)の上顎臼歯紋(金子,原図)。 左から四川・雲南・福建省などに分布する melanogaster, eleusis, および fidelis は第一臼歯と第二臼歯の舌側にそれぞれ第四と第三の凸角をもち,第三臼歯紋も単純型と複雑型がある。中央の四川・雲南省の olitor, custos, proditor, および chinensis は第一臼歯の舌側に第四の凸角はなく,第二臼歯の舌側の第三の凸角が発達した形態からしない形態まであり,第三臼歯紋は単純型からより複雑型まである。右側の華中以北の inez, eva, および shanseius のうち, inez を除く種はこれらの発達が一般に少なく第三臼歯は単純型である。

な連続的変化がある。また、上顎第三臼歯において単純型から複雑型の出現も連続的である。このようにこのグループは上顎臼歯紋だけをみても連続的な特徴をそなえている。

成長にともなう上顎第三臼歯紋の変化の研究は、歯根を形成するヨーロッパヤチネズミ Clethrionomys glareolus (Zejda, 1960) とエゾヤチネズミ Clethrionomys rufocanus bedfordiae (Abe, 1973, 1982) や歯根を形成しない本州産ヤチネズミ Eothenomys andersoni (宮尾, 1966; Kitahara, 1995) ではすでにおこなわれてきた。その結果、3種とも老齢になるにしたがい単純型が増大した。歯根を形成しないスミスネズミについても Tanaka (1971) が調べたが、上顎第三臼歯紋の年齢的な変化は認められないという結果を得た。

しかし、Tanaka (1971) で用いた標本は 7月という 1年の 1 時期の標本群を調べたものであった。また、Tanaka (1971) が調査に用いた四国剣山の 7月の標本群では十分に成熟した成体の割合は少なかったので(金子・森井、1976)、年間にわたって採集した標本群での再調査が必要であると考えられた(Kaneko, 1996)。年間にわたって採集した 99 頭で歯冠形態の 5 類型と凹角の深さを調べた結果、年齢に用いた 5 段階の頭蓋基底全長(CBL) でクラス分けした場合、最長の CBL クラスにおいてのみ単純型およびそれに相当する凹角の浅い個体が現れた(図 3)。そこで、 $R \times C$ 分割表によって CBL あるいは体重と歯冠形態の 5 類型との間の独立性を検定すると、 CBL あるいは体重の分類規準によって有意性が変わった。すなわち、 5 階級の CBL では有意ではなく、 3 階級の CBL や体重では有意となった。

さらに、他のビロードネズミ属における上顎第三臼歯紋の年齢的変化を、CBL を基準にして調べた(Kaneko, 1996)。これらの結果から、老齢になると上顎第三臼歯紋の単純型の割合はヤチネ

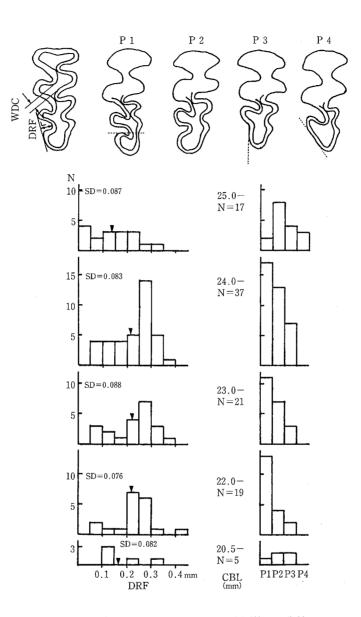


図3. スミスネズミ Eothenomys smithii の上顎第三臼歯紋の 5 類型と DRF の計測場所および CBL の増加にともなう頻度分布図 (Kaneko, 1996 より). CBL の増加にともない DRF の長さの平均は小さくなり (▼), すなわち凹角がなくなる。 CBL≥25 mmでは単純型である P4型が新たに出現する。

ズミ Eothenomys andersoni とシャンシーミヤマネズミ Eothenomys shanseius では有意に増加する。これは歯根が老齢でみられる Clethrionomys glareolus や Clethrionomys rufocanus と同様であった。若干の年齢的変異を示す中間型がスミスネズミ Eothenomys smithii であった。さらに年齢的変異がみられなかったのはコウライヤチネズミ Eothenomys regulus,イネズビロードネズ

 $\stackrel{?}{>}$ Eothenomys inez, エバビロードネズミ Eothenomys eva, シナビロードネズミ Eothenomys chinensis, ワードビロードネズミ Eothenomys wardi, カストスビロードネズミ Eothenomys custos およびシンビロードネズミ Eothenomys proditor であり,これは歯根が終生みられないアメリカハタネズミ Microtus pennsylvanicus と同様であった。すなわち,歯根を終生にわたって生じないビロードネズミ属内において,上顎第三臼歯紋の年齢的な変化も連続的になっていることがわかった。

したがって、歯根形成や上顎臼歯紋、および上顎第三臼歯紋の成長にともなう変化のいずれの 形質でも、このグループのネズミでは連続的な特徴を示していることがわかる。今回は考慮にい れなかったが、タイリクヤチネズミの地理的分布の南限付近に生息し、歯根形成がおそいとされ るリシリムクゲネズミ Clethrionomys rex (Abe, 1973) も、今後の検討すべき材料にいれて、こ のグループ全体にわたって変異を考慮して分類の識別形質を見直し、属の学名や定義を再検討す る必要があるであろう。

稿をおえるにあたって、今回の自由集会を企画された北海道林業試験場の中田圭亮氏と北大地 球環境科学研究科の鈴木仁氏、および長年にわたって日本産哺乳類における形態的な変異研究の 重要性を指摘してその具体的研究の実践をされた元北大農学部の阿部永先生に対して、深く謝意 を表す。なお、本原稿に対して中田氏から有益なコメントを受けたことを記して謝意を表す。

引 用 文 献

- Abe, H. 1973. Growth and development in two forms of *Clethrionomys*. II. Tooth characters, with special reference to phylogenetic relationships. J. Fac. Agr., Hokkaido Univ., Sapporo, 57: 229-254.
- 阿部 永. 1976. エゾヤチネズミの齢査定法. 日本生態学会誌, 26:221-227.
- Abe, H. 1982. Age and seasonal variation of molar patterns in a red-backed vole population. J. Mamm. Soc. Jpn., 9: 9-13.
- Aimi, M. 1980. A revised classification of the Japanese red-backed voles. Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol., 8: 35-84.
- Allen, G. M. 1912. Some Chinese vertebrates. Mem. Mus. Comp. Zool., Harvard Coll., (40): 201-247.
- Allen, G. M. 1940. The Mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia. 11, Part 2. pp. 621-1350. Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- Anderson, M. P. 1909. Description of a new Japanese vole. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8, 4: 317-318.
- Anderson, M. P. 1920. A winter journey in northern China. Nat. Hist., 20: 517-531.
- Clark, R. B. and A. de C. Sowerby. 1912. Trough Shen-Kan. The Account of the Clark Expedition in North China, 1908-9. T. Fischer Unwin, London and Leipsic, 247pp.
- Corbet, G. B. 1978. The Mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review. Brit. Mus. (Nat. Hist.) and Cornell Univ. Press., London and Ithaca, 314pp.
- Corbet, G. B. and J. E. Hill. 1991. A World List of Mammalian Species. 3rd. ed. Nat. Hist. Mus. Publ., 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. 1949. The Families and Genera of Living Rodents. Vol. 3, Part 1. Brit. Mus. (Nat. Hist.),

- London, 210pp.
- 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.
- Harada, M., A. Ando, Liang-Kong Lin and S. Takada. 1991. Karyotypes of the Taiwan vole, *Microtus kikuchii* and the Pere David's vole *Eothenomys melanogaster* from Taiwan. J. Mamm. Soc. Jpn., 16: 41-45.
- Hinton, M. A. C. 1923. On the voles collected by Mr. G. Forrest in Yunnan; with remarks upon the genera *Eothenomys* and *Neodon* and upon their allies. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 9, 11: 145-162.
- Hinton, M. A. C. 1926. Monographs of the Voles & Lemmings (Microtinae), Living and Extinct. Vol. 1. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 488pp. and 15pls.
- Howell, A. B. 1929. Mammals from China in the collections of the United States National Museum. Proc. Unit. States of Natio. Mus., 75: 1-85.
- Hsu, T. C. and K. Benirschke. 1974. Atlas of Mammalian Chromosomes. Vol. 8, Folio 371. Springer Verlag, Berlin, Heideberg and New York.
- 岩佐真宏・鈴木仁・韓尚勲. 1997. コウライヤチネズミ Eothenomys regulus の核型について. 日本哺乳類学会大会講演要旨 (1997 年度, 札幌), p.103.
- 今泉吉典。1949。分類と生態 日本哺乳動物図説。洋々書房,東京,348 pp.
- Imaizumi, Y. 1957. Taxonomic studies on the red-backed vole from Japan. Part I. Major divisions of the vole and descriptions of *Eothenomys* with a new species. Bull National Mus. (Tokyo), 3: 195-216, Pls. 39-40.
- 今泉吉典. 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 保育社, 大阪, 196 pp.
- 今泉吉典. 1965. にいがたやちねずみ. とうほくやちねずみ. (内田 亨,編:新日本動物図鑑,下)p.681. 北隆 館. 東京
- Jiang Jian-qing and Ma Yong. 1991. The studies on the status of taxonomy of *Craseomys shanseius* Thomas in China. Sci. Treat. Syst. Evol. Zool., 1: 73-79.
- 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.
- Kaneko, Y. 1996. Age variation of the third upper molar in *Eothenomys smithii*. Mamm. Study, 21: 1-13. 金子之史・森井隆三. 1976. 四国・剣山の野鼠の垂直分布. 香川大学教育学部研究報告, II, 26:43-52.
- Kawamura, Y. 1988. Quaternary rodent fauna in the Japanese Islands (Part 1). Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Geol. & Mineral., 53: 31-348.
- Kitahara, E. 1995. Taxonomic status of Anderson's red-backed vole on the Kii Peninsula, Japan based on skull and dental characters. J. Mamm. Soc., Jpn., 20: 9-28.
- Ma Yong and Jiang Jian-qing. 1996. The reinstatement of the status of genus *Caryomys* (Thomas, 1911) (Rodentia; Microtinae). Acta Zootax. Sinica, 21: 493–497, pl. 1
- Miller, G. S., Jr. 1896. Genera and subgenera of voles and lemmings. North American Fauna, No. 12: 1-

85.

- Miller, G. S., Jr. 1900. Preliminary revision of the European redbacked mice. Proc. Washington Acad. Sci., 2: 83-109.
- Milne-Edwards, A. 1868-74. Recherces pour servir a l'Histoire Naturelle des mammifères. Paris, 2 vols. 394pp.
- 宮尾嶽雄. 1966. 本州八ヶ岳のネズミおよび食虫類. 第5報 ヤチネズミの上顎第3臼歯の変異とその季節的・ 年令的変化. 成長,5:7-12.
- 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: Taxonomic and Geographic Reference, 2nd. ed. Smithsonian Inst. Press, Washington and London, pp. 501-755.
- Osgood, W. H. 1932. Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacour Asiatic Expeditions. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., 18: 193-339.
- Tanaka, R. 1971. A research into variation in molar and external features among a population of the Smith's red-backed vole for elucidation of its systematic rank. Jpn. J. Zool., 16: 163-176.
- Thomas, O. 1891. Description of a new vole from China. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 6, 8: 117-119.
- Thomas, O. 1905a. On some new Japanese mammals presented to the British Museum by Mr. R. Gordon Smith. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 7, 15: 487-495.
- Thomas, O. 1905b. Abst. Proc. Zool. Soc., London, No. 23: 18-19.
- Thomas, O. 1905c. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. I. List of mammals obtained by Mr. M. P. Anderson in Japan. Proc. Zool. Soc., London, 1905: 331-363.
- Thomas, O. 1907a. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. II. List of small mammals from Korea and Quelpart. Proc. Zool. Soc., London, 1906: 858-865.
- Thomas, O. 1907b. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. IV. List of small mammals from the islands of Saghalien and Hokkaido. Proc. Zool. Soc., London, 1907: 404-414.
- Thomas, O. 1907c. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. V. Second list of mammals from Korea. Proc. Zool. Soc., London, 1907: 462-466.
- Thomas, O. 1908a. Abst. Proc. Zool. Soc., London, No. 63: 44-45.
- Thomas, O. 1908b. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. X. List of mammals from the Provinces of Chih-li and Shan-si, N. China. Proc. Zool. Soc., London, 1908: 635-646.
- Thomas, O. 1909. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. XI. On mammals from the Provinces of Shan-si and Shen-si, northern China. Proc. Zool. Soc., London, 1908: 963-983.
- Thomas, O. 1911. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. XIII. On mammals from the Provinces of Kans-su and Sze-chwan, western China. Proc. Zool. Soc., London, 1911: 158-180.
- Tokuda, M. 1955. Congenric species of voles found in Japan and Yunnan. Biogeograph. Soc. Jpn., 16-19: 388-391.
- Viitala, J. 1971. Age determination in *Clethrionomys rufocanus* (Sundevall). Ann. Zool. Fennici, 8: 63-67. 呉愛国・王国良・趙候・楊増源。1989. 大絨鼠的染色体組型。獣類学報, 9:231.
- Zejda, J. 1960. The influence of age on the formation of the third upper molar in the bank vole *Cleth-rionomys glareolus* (Schreber, 1780) (Mamm.: Rodentia). Zool. Listy, 9: 159–166.

144

ABSTRACT

金子之史

The taxonomic history of the genus *Eothenomys* based on morphological characteristics

Yukibumi Kaneko

Biological Laboratory, Faculty of Education, Kagawa University, Takamatsu 760-8522, Japan

The taxonomic history of the genus *Eothenomys* (Rodentia, Arvicolinae) was reviewed from early reference (Miller, 1896) to more recent (Ma and Jiang, 1996). There are disagreements on the taxonomy among researchers; for example, Corbet and Hill (1992) recognized 11 species of *Eothenomys*, whereas Musser and Carleton (1993) categorized only nine species of *Eothenomys* along with two species of *Phaulomys*. Because a diagnostic characteristic distinguishing *Clethrionomys* from *Eothenomys* — whether molar roots present in aged specimens — changes with age, the difference appears to be gradual rather than clear-cut. Morphological differences in the upper molar patterns appear on a continuum from species to species. Furthemore, the simple form of the third upper molar pattern appears in aged specimens of *E. andersoni* and *E. shanseius* as well as *C. glareolus* and *C. rufocanus* — of which the latter two species have roots — whereas the pattern does not change thoughout growth in *E. regulus*, *E. inez*, *E. eva*, *E. chinensis*, *E. wardi*, *E. custos* and *E. proditor* as well as *Microtus pennsylvanicus*, which has no root. *E. smithii* shows an intermediate condition, in which a few simple form exist in aged specimens. Considering the variation in these species, study of redefinition of the genus *Eothenomys* is needed.

受理日:1998年4月3日

著者:金子之史,〒760-8522 高松市幸町1-1 香川大学教育学部生物学教室