

北アメリカのノウサギはアレンの法則に従わない

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者	岸, 茂樹
巻/号	65巻1号
掲載ページ	p. 61-64
発行年月	2015年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat





特集 クライン研究を成功させるために

北アメリカのノウサギはアレンの法則に従わない

岸 茂樹

京大大学生態学研究センター

Allen's rule does not hold for North American hares

Shigeki Kishi

Center for Ecological Research, Kyoto University

要旨：アレンの法則とは、恒温動物の種内および近縁種間において高緯度ほど体の突出部が小さくなる傾向をいう。アレンは北アメリカのノウサギ属を例にこの仮説を提唱した。しかしこの例を含めてアレンの法則は検証例が少ない。そこで本研究ではアレンの法則が書かれた原典からノウサギ属 *Lepus* のデータを抜き出しアレンの法則がみられるか検証した。その結果、相対耳長と緯度には有意な相関はみられなかった。相対後脚長、および体長と緯度には正の相関がみられた。したがって、アレンが記録した北アメリカのノウサギ属にはアレンの法則はみられず、むしろベルクマンの法則がみられることがわかった。相対耳長と緯度に負の相関がみられなかった主な原因は、低緯度地域にも耳の短い種が生息することである。耳の長さには緯度以外にも生活様式や生息場所が大きく影響するためと考えられる。

キーワード：クライン、恒温動物、突出部

背景

ダーウィンは進化学の祖であると同時に、生態学の祖でもある。ダーウィンが進化学の祖であることに疑問をもつ人はいないだろう。しかし彼が生態学の祖であることはあまり人口に膾炙していないようにみえる。進化は生物をとりまく環境や生物種によって生じる。ある生物の生態もまた、その生物をとりまく環境や生物種に大きな影響を受ける。このことから進化と生態は非常に密接な関係をもつことがわかる。

しかし「生態学 Ecology」という言葉はダーウィンがつくったものではない。「種の起源」が出版された7年後、エルンスト・ヘッケルによって作られた。ヘッケルはそれまでのマクロ生物学の主流であった博物学や生物地理学を進化の概念にもとづいて統合し生態学とした。彼は優生学的な解釈を助長してしまったために進化学の健全な発展を妨げた一面があるけれども (Richardson and Keuck 2002)、生態学の誕生に貢献した功績は変わらない。

2014年1月9日受付、2014年7月3日受理

*e-mail: kishisgk@gmail.com

進化論に先立って、19世紀初めから中頃にヘーゲルやコントをはじめとする哲学者らは科学分野を網羅的に体系づけようとした。生物学はこの過程において、医学や生理学を中心とするミクロの分野と、博物学や生物地理学を中心とするマクロの分野が統合された。しかしミクロとマクロの分野を貫く普遍的な概念が存在しなかった。進化論はそうした時代の要請にうまく答えたとも考えることもできる。この時代は科学の体系が構築されるのと同じ時に、証拠と論理という科学の方法論が確立した時代でもある。たとえばレイ・パスツールは1861年に実験によって生物の自然発生説を否定している。このような時代の変遷のなかで、生物学はそれまでまとっていた宗教的な衣を脱ぎ捨て、科学の一翼を担う分野として大きく羽ばたきはじめたといえよう。

緯度クラインを代表するベルクマンの法則 (Bergmann 1847) とアレンの法則 (Allen 1877; Coues and Allen 1877) もそのような時代に発表されている。ドイツの解剖学者だったクリスティアン・ベルクマンは、動物の体サイズと熱生産との関係について論じ、一つの仮説を提示した (Bergmann 1847; James 1970)。それは、恒温動物

において体サイズが大きいものほど気温の低い高緯度で有利になる、というものである。ベルクマンは、体サイズが大きいものほど表面積の比が小さくなるため、放熱量が少ないと考えた。彼はこのような仮説を提示した一方、実際のデータを示さなかった (Blackburn et al. 1999)。しかしその後、多くの検証例が報告されている (Rensch 1938; Ray 1960; James 1970; Meiri et al. 2004; Blackburn et al. 1999)。なお、ダーウィンがビーグル号に乗って世界を旅したのは 1831 年から 1836 年であり、「種の起源」を発表したのは 1859 年だから、ベルクマンの法則はダーウィンの長い思索の時期に発表されている。

一方、クラインのもう一つの代表例であるアレンの法則は 1877 年に発表された (Allen 1877; Coues and Allen 1877)。ジョエル・アレンは北アメリカのノウサギ属 *Lepus* の種内および種間の変異について、南に行くほど体の突出部が大きくなると主張した (Allen 1877; Coues and Allen 1877)。これがいわゆるアレンの法則とよばれるもので、ベルクマンの法則とともに環境適応の例として高校生物の教科書にも取り上げられている (水野・浅島 2008)。アレンの法則が生じる要因は、気温の高い低緯度地域では体の突出部が大きく放熱量の大きな形態が有利になるためと説明されている (水野・浅島 2008)。しかしベルクマンの法則に比べてアレンの法則は実証例が非常に少ない (Nudds and Oswald 2007; but see Symonds and Tattersall 2010)。Stevenson (1986) はノウサギ属 *Lepus* およびワタオウサギ属 *Sylvilagus* (アレンの時代に *Lepus* に

含まれていた属) について体サイズに対する耳、尾、後脚の長さとし息地の平均気温との関係を調べた。その結果、ノウサギ属の耳および尾の長さ平均気温、そしてワタオウサギ属の尾の長さ平均気温には有意な相関がみられた一方、他の関係には有意な相関がみられなかったことを報告している。ただしこの研究でも生息地の緯度との関係は調べられていない。

アレンの法則のもとになったデータは、北アメリカのげっ歯目 Rodentia の総目録「Monographs of North American Rodentia」に残されている (Coues and Allen 1877)。この本 (Coues and Allen 1877) はアメリカ内務省の国土調査結果の一部である。アメリカ内務省は 1865 年に南北戦争が終結した後、今後の国土開発計画をたてるためにアメリカ全土の天然資源を調査した。その一環として人間の生活に関わりが深いげっ歯目の種と分布域を調べることにした。まず軍医であり博物学者だったカウスに調査が依頼された。鳥類の分類に詳しくカウスは、依頼された仕事が膨大だったために知己の鳥類学者であるアレンを付き合わせたのだろう。カウスとアレンは各地の博物館から数千点におよぶげっ歯類の標本をかき集め、手分けして詳細な記録を残している。

いわゆるアレンの法則は、アレンが担当したウサギ科 Leporidae (当時はウサギ目 Lagomorpha ではなくげっ歯目に含まれていた) ノウサギ属 *Lepus* について指摘されている (Coues and Allen 1877)。体サイズは南に行くほど小さくなる一方、耳の長さは相対的に長くなり、その傾向

表 1. Coues and Allen 1877 に記載のあった種および亜種のサンプル数 (N) および緯度 (Latitude)、体長 (Tip of nose to tail)、後脚長 (Length of Hind Foot)、耳長 (Ear Height) の各平均値。単位はインチ (inch) である。サンプル数 (N) はいずれかの数値があったものを示す。解析にあたっては各数値が揃っている個体のみ用いた。

<i>Lepus</i> species	N	Latitude	Tip of nose to tail	Length of Hind Foot	Ear Height
<i>L. timidus</i> var. <i>timidus</i>	16	58.68	21.14	6.05	3.75
<i>L. timidus</i> var. <i>arcticus</i>	13	59.09	24.12	6.03	4.25
<i>L. campestris</i>	26	42.57	21.04	5.66	5.16
<i>L. americanus</i>	13	61.59	16.02	5.10	2.63
<i>L. americanus</i> var. <i>virginianus</i>	30	42.32	17.94	5.24	3.10
<i>L. americanus</i> var. <i>washingtoni</i>	10	47.81	16.69	4.73	3.01
<i>L. americanus</i> var. <i>bairdi</i>	8	42.68	17.00	5.38	3.14
<i>L. sylvaticus</i> var. <i>sylvaticus</i>	35	39.54	15.40	3.70	2.42
<i>L. sylvaticus</i> var. <i>nuttalli</i>	19	37.42	13.78	3.41	2.64
<i>L. sylvaticus</i> var. <i>auduboni</i>	3	37.79	13.50	3.11	3.17
<i>L. trowbridgei</i>	14	36.91	12.79	2.66	2.59
<i>L. graysoni</i>	2	26.95	14.50	3.50	2.30
<i>L. brasiliensis</i>	5	-9.38	14.00	2.84	1.87
<i>L. callotis</i>	10	31.61	21.70	4.69	5.24
<i>L. californicus</i>	9	36.15	20.13	4.94	5.46
<i>L. palustris</i>	10	32.27	16.00	3.45	2.41
<i>L. aquaticus</i>	8	32.35	17.94	3.90	2.79

は特に乾燥地で強くみられるという (Allen 1877; Coues and Allen 1877)。しかしアレンは計測したデータを用いて検証を行っていない。そこで私は、本に残された標本の採集地や体長などの数値を用いてアレンの法則を検証することにした。

方法と結果

「Monographs of North American Rodentia (Coues and Allen 1877)」から抜き出したデータは、ノウサギ属 *Lepus* の標本の採集地、鼻先から尾部までの長さ (inch)、後脚の長さ (inch)、そして耳の長さ (inch) である。鼻先から尾部までの長さを体長とした。それぞれの標本の採集地をもとに緯度を調べた。解析に用いた種および亜種は表のとおりである (表 1)。種名および亜種名は記載にしたがった。解析は個体を単位としておこなった。体長、後脚長、耳長のうちいずれかの数値に欠損がある個体は解析から除いた。中南米から南アメリカに生息する *L. brasiliensis* は数値の欠損により解析から除いた。

まず後脚長と緯度の相関関係を調べるために、後脚長を従属変数、緯度を説明変数、体長をオフセット項、種または亜種を変量効果として一般化線形混合モデルによる解析を行った。体長をオフセット項としたのは、体長

に対する相対的な後脚長を評価するためである。解析は統計ソフト R (version 2. 14. 2) を用いた (R Development Core Team 2012)。その結果、後脚長と緯度には正の相関がみられた (N = 196, 推定値: 0.015, 標準誤差: 0.005, t 値: 2.73, $p = 0.0072$, 図 1a)。同様に、緯度と耳長の相関関係を調べるために、耳長を従属変数、緯度を説明変数、体長をオフセット項、種または亜種を変量効果として一般化線形混合モデルによる解析を行った。その結果、耳長と緯度には相関は見られなかった (N = 182, 推定値: -0.0066, 標準誤差: 0.0072, t 値: -0.91, $p = 0.36$, 図 1b)。最後に、緯度と体長との関係を調べるために、体長を従属変数、緯度を説明変数、種または亜種を変量効果として一般化線形混合モデルによる解析を行った。その結果、緯度と体長には正の相関がみられた (N = 214, 推定値: 0.075, 標準誤差: 0.030, t 値: 2.55, $p = 0.011$, 図 1c)。

考 察

解析の結果、アレンが記録したノウサギ属 *Lepus* の標本データはアレンの法則にはしたがわなかった。まず、体長あたりの耳長と緯度に負の相関はみられなかった。次に、体長あたりの後脚長は緯度が高くなるとともにむしろ長くなった。これはアレンの法則とは逆のパターン

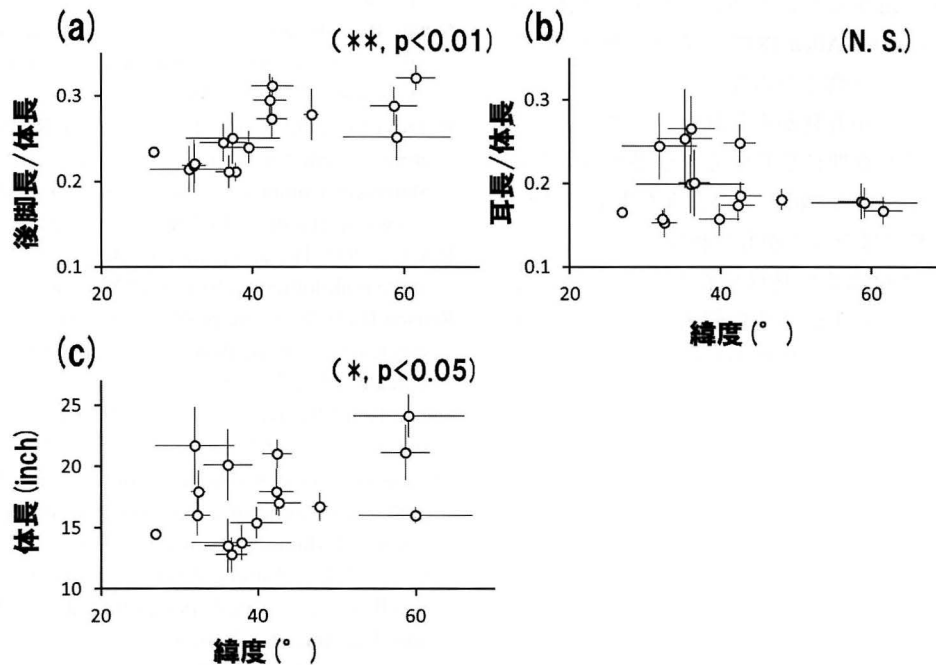


図 1. 北アメリカの *Lepus* 属が採集された緯度に対する相対後脚長 (後脚長 / 体長) (a)、相対耳長 (耳長 / 体長) (b)、体長 (c) の関係。○は種また亜の平均値、エラーバーは標準偏差を示す。数値は Coues & Allen 1877 を用いた。解析は個体を単位として行った。

である。つまり、耳長も後脚長もどちらもアレンの法則に反していた。アレンは、高緯度地域に分布する耳の短いユキウサギ *L. timidus* と、低緯度地域に分布する耳の長いアンテロープジャックウサギ *L. alleni* を例に挙げているけれども (Coues and Allen 1877)、この2種は恣意的に選ばれた可能性が高い。ただしアレンはまた、アンテロープジャックウサギが乾燥地に生息することから、耳の長さの比較には乾燥地の割合を考慮すべきことも書き添えている (Coues and Allen 1877)。彼自身、耳長と緯度の負の相関にはあまり確信をもっていなかったのかもしれない。

今回の結果をみるかぎり、北アメリカのノウサギ属はアレンの法則の例として適切ではない。一方、今回の結果から体長と緯度には正の相関がみられたため、ベルクマンの法則は支持された。したがって北アメリカのノウサギ属はアレンの法則ではなくベルクマンの法則に従う例とすべきである。アレンの法則に従う例としては鳥類のクチバシの実証研究 (Symonds and Tattersall 2010) がより適切だろう。

相対的な耳長と緯度に負の相関がみられなかった主な原因は、低緯度地域に耳の短い種や亜種が分布することである (図 1b)。このことは生息環境や生活様式に応じて、耳の短い個体が低緯度でも有利になりうることを示唆する。オジロジャックウサギ *L. californicus* は北アメリカの砂漠にも森林にも生息するが、森林に生息する個体は耳が比較的短い (Coues and Allen 1877)。森林の林床は低緯度地域でも気温はあまり高くないから、そういった場所では耳の短い個体が有利かもしれない。またノウサギ属には穴を掘る種や夜間に摂食する種が多くみられる (Hewson 1962, Costa et al. 1976)。このような生活様式も、耳の短い個体に有利にはたらくかもしれない。

今回、後脚の長さは高緯度地域でむしろ長くなった。この結果も、種や亜種的生活様式に起因すると考えられる。たとえば穴を掘る種では後脚の短い種が有利になるかもしれない。穴を掘る種が低緯度地域に分布するならば、今回の結果に従うだろう。また、雪上で捕食者から逃げるためには後脚が長い個体が有利かもしれない。高緯度の分布域ほど降雪量が多ければ今回の結果に矛盾しない。あるいはまた今回の結果は適応の結果でさえないかもしれないが、いずれにしろ今後検証する余地がある。

謝 辞

高橋佑磨博士、鶴井香織博士、吉川徹朗博士には貴重な意見をいただいた。深く感謝する。

引用文献

- Allen JA (1877) The Influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Review*, 1:108-140
- Bergmann C (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien*, 3:595-708
- Blackburn TM, Gaston KJ, Loder N (1999) Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5:165-174
- Costa WR, Nagy KA, Shoemaker VH (1976) Observations of the Behavior of Jackrabbits (*Lepus californicus*) in the Mojave Desert. *Journal of Mammalogy*, 57:399-402
- Coues E, Allen JA (1877) *Monographs of North American Rodentia*. Report of the United States Geological Survey of the Territories, vol. 11. Washington Government printing office, Washington
- Hewson R (1962) Food and feeding habits of the mountain hare *Lepus timidus scoticus*, Hiltzheimer. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 139:515-526
- James FC (1970) Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51:365-390
- Meiri S, Dayan T, Simberloff D (2004) Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81:579-588
- Nudds RL, Oswald SA (2007) An interspecific test of Allen's rule: evolutionary implications for endothermic species. *Evolution*, 61:2839-2848
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0[www.docment]. URL <http://www.R-project.org>
- Ray C (1960) The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of Morphology*, 106:85-108
- Rensch B (1938) Some problems of geographical variation and species-formation. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 150:275-285
- Richardson MK, Keuck G (2002) Haeckel's ABC of evolution and development. *Biological Reviews*, 77:495-528
- Stevenson RD (1986) Allen's rule in North American rabbits (*Sylvilagus*) and hares (*Lepus*) is an exception, not a rule. *Journal of Mammalogy*, 67, 312-316
- Symonds MRE, Tattersall GJ (2010) Geographical variation in bill size across bird species provides evidence for Allen's rule. *The American Naturalist*, 176:188-197
- 水野 丈夫, 浅島 誠 (2008) シグマベスト 理解しやすい生物 I・II (改訂版). 文栄堂, 東京