HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	冬眠しないトガリネズミの越冬戦略
Author(s)	大舘, 智志
Citation	低温科学, 81, 81-88
Issue Date	2023-03-20
DOI	10.14943/lowtemsci.81.81
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/89112
Type	bulletin (article)
Note	第二章：恒温動物（哺乳類）※正誤表あり
Additional Information	There are other files related to this item in HUSCAP. Check the above URL.
File Information	09_p081-088_LT81.pdf (本文)

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 81 （2023） 81-88
doi: 10.14943/lowtemsci. 81. 81

冬眠しないトガリネズミの越冬戦略

大舘　智志[1)]

2022 年 12 月 20 日受付，2022 年 12 月 28 日受理

北海道などの寒冷地域に生息し冬季間も活動するトガリネズミ類の越冬生態について概観した．トガリネズミ類はおもに土壌表面や土壌中に生息している小型無脊椎動物を食べている．トガリネズミ類では冬期には餌資源量の減少が考えられるが，ある程度の安定した餌の供給は保たれていると考えられている．またトガリネズミ類では冬期には一旦，体サイズや頭骨サイズが縮小し，越冬後に急激にサイズが増大する．この現象はデーネル現象と言われており，トガリネズミ類の越冬生態と密接に関わっていると思われるが，そのメカニズムはほとんど解明されていない．

Wintering strategy of soricine shrews, which do not hibernate

Satoshi D. Ohdachi[1]

Wintering ecology of soricine shrews, which are active in winter in cold regions, was reviewed. Shrews mainly feed on small invertebrates on and in soil. Food resource for shrews seems to be reduced in winter but stable food supply may be maintained during winter. Sizes of body and skull tend to become smaller in winter of the birth year and then rapidly become larger toward summer in soricine shrews. It is called Dehnel's phenomenon and seems to be related to their wintering ecology, but the mechanism to explain it has not been clarified.

キーワード：トガリネズミ・デーネル現象・代謝率・越冬・餌資源
soricine shrew, Dehnel's phenomenon, metabolic rate, wintering, food resource

1．はじめに

餌資源獲得に注目すると哺乳類が越冬するには３つの選択肢がある．（1）暖かく餌が豊富な地域に移動しそこで越冬する，（2）エネルギー消費を制限するために冬眠をしたり，不活発な時間を増加させて餌の摂取量を下げる，（3）耐寒対策をして餌を摂取し続け冬を越す．（1）は移動能力の高い大型哺乳類では可能であるが，体が小さく移動能力が限られている非飛翔性の小型哺乳類では冬眠するか，その場で餌を食べ続けて活動するかの越冬戦略をとっている．小型哺乳類は定義上，体が小さいので気温や湿度などの環境変化や飢餓に弱いとされ（Merritt, 2010），中緯度よりも高緯度に生息する小型哺乳類にとって越冬は生存上もっとも重要な課題の一つである．ここで小型哺乳類とはおおよそ５キログラム以下の哺乳類をさす便宜的な呼称であり（Merritt, 2010），日本では齧歯目（ネズミ類とリス類），兎形目（ウサギ類），真無盲腸目（しんむもうちょうもく）（トガリネズミ類とモグラ類など），翼手目（コウモリ類）や小型の食肉目のイタチ科などが含まれる（Ohdachi et al., 2015）．

北海道のほとんどの場所では冬季には気温が低く積雪があり，北海道は日本では典型的な寒冷地とされている．

連絡先
大舘　智志
北海道大学低温科学研究所
〒060-0819　札幌市北区北 19 条西 8 丁目
Tel. 011-706-7474
e-mail：ohd@lowtem.hokudai.ac.jp

1）札幌市北区北 19 条西 8 丁目　北海道大学低温科学研究所
Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Kita-19 Nishi-8, Kita-ku, Sapporo 060-0819, Japan

北海道には小型哺乳類として9種のネズミ類（住家棲3種も含む），3種のリス類，3種のウサギ類（外来種1種も含む），5種のトガリネズミ類と20種のコウモリ類，6種の陸棲イタチ類（移入種3種も含む）の46種が生息している（Ohdachi et al., 2015）．この内，冬眠するのはリス科のシマリス *Tamias sibiricus*（川道美枝子，2000）とコウモリ類である（川道武男，2000；船越，2020）．ただしコウモリ類については，最近，札幌市において12月から2月の厳冬期の野外でコウモリ類の音声が記録されることがわかり，冬眠中も時々覚醒し活動をしていることが示唆されている（河合久仁子，私信：2022年度日本哺乳類学会大会ポスター発表）．また北海道を代表する大型獣であるヒグマ *Ursus arctos* も冬眠する（坪田，2000，2011；坪田，下鶴の稿参照）．北海道のアカネズミ *Apodemus speciosus* は冬眠はしないが，冬期に日内休眠を行うことが知られている（森田，2000）．以上のようにコウモリ類とシマリスを除く北海道の小型哺乳類は厳冬期でも餌を摂取し活動している．北海道における冬眠しない小型哺乳類は，アカネズミ，ハントウアカネズミ *Apodemus peninsulae*，ヒメネズミ *A. argenteus*，タイリクヤチネズミ *Craseomys rufocanus*，ムクゲネズミ *C. rex*，ヒメヤチネズミ *Myodes rutilus*，住家棲ネズミ類（ドブネズミ *Rattus norvegicus*，クマネズミ *R. rattus*，ハツカネズミ *Mus musculus*），キタリス *Sciurus vulgaris*，タイリクモモンガ *Pteromys volans*，ユキウサギ *Lepus timidus*，キタナキウサギ *Ochotona hyperborea*，アナウサギ *Oryctolagus cuniculus*（渡島小島に生息する移入種），クロテン *Martes zibellina*，ニホンテン *Martes melampus*（国内移入種），ニホンイタチ *Mustela itatsi*（国内移入種），アメリカミンク *Neovison vison*（移入種），オコジョ *Mustela erminea*，イイズナ *Mustera nivalis*，オオアシトガリネズミ *Sorex unguiculatus*，バイカルトガリネズミ *S. caecutiens*，ヒメトガリネズミ *S. gracillimus*，チビトガリネズミ *S. minutissimus*，ニホンジネズミ *Crocidura dsinezumi*（江戸時代以前の移入種と思われる）の合計25種となる（阿部, 2005；Ohdachi et al., 2015）．

冬眠する北海道の20種のコウモリ類の主な餌は昆虫類であるが（Ohdachi et al., 2015；船越，2020），冬眠中に覚醒しても餌はほとんどないと思われるのでなぜ覚醒するのか謎である（佐藤の稿参照）．冬眠するシマリスは貯食も同時に行うことが知られ（川道美枝子，2000；塚本の稿参照），近縁のトウブシマリス *Tamias striatus* では冬眠期間中の覚醒時に摂食することが確認されている（French 2000）．またネズミ類，リス類，ウサギ類は基本的に植物食であるが（Ohdachi et al., 2015；中田，2021），アカネズミ，エゾヤチネズミやリス類は昆虫などの動物質も食することがある．冬眠しないアカネズミ（中田，2021；島田，2022），キタリス（林田，1988）やキタナキウサギ（Kawamichi, 1971；川道，1994）などは葉や種子などを貯食することにより冬季間の餌の確保を保証している．一方，冬でも活動するトガリネズミ類は昆虫類などの小型無脊椎動物，イタチ類は小型の脊椎動物や無脊椎動物をおもな餌としている（Ohdachi et al., 2015）．動物質の餌は冬期においても長期の貯食には適しておらず，またトガリネズミやイタチ類では長期間の貯食は知られていない．つまり，これらの冬眠しない小型哺乳類は冬季間に生命を維持するために生きた動物を餌として確保しなくてはならない．さらにトガリネズミ類は厳冬期の終わり頃に性成熟の準備をし始め，春に一斉に繁殖を開始するので（Churchfield, 1990; Ohdachi and Maekawa, 1990a, Bellocq and Smith, 2003），生命を維持するだけでなくて生殖活動を開始するための準備も必要であり，そのためにも冬期には十分なエネルギー源とタンパク源を確保しなくてはならない．

さてこれらの冬眠しない小型哺乳類の中でも，特にトガリネズミ類は基礎代謝率が高く大量の餌を必要とし，また数時間～6時間程度，餌を食べないと餓死してしまう（Churchfield, 1990; Taylor, 1998）．一方，冬期にはトガリネズミ類の主要な餌である無脊椎動物の現存量が減り餌不足に陥ることが考えられる．このように餌資源獲得の視点でみるとトガリネズミ類の越冬は生存にとってクリティカルなイベントである．またトガリネズミ類では厳冬期に体サイズや頭蓋サイズを一旦減少させ，その後，春に向かって大きくするという哺乳類としては特異な成長パタンを持つことが知られているが，これも彼らの重要な越冬戦略の一つと考えられている．これはデーネル現象（Dehnel's phenomenon）と呼ばれており哺乳類学の視点だけでなく，最近は脳機能の回復の視点からも多くの科学記事などで取り上げられている（Lazaro et al., 2017; Lazaro et al., 2021）．本稿では，高代謝でありながら冬眠せずに厳しい冬を越すトガリネズミ類の越冬生態について概観する．

2. トガリネズミとは：分類と生態について

トガリネズミ類とは，多くの読者にとっては聞き慣れない哺乳類であると思われるので，この章でトガリネズミ類について簡単に説明する．トガリネズミとは広義には真無盲腸目トガリネズミ科の動物のことを示し，齧歯目の“ネズミ”類とは系統的に全く異なる動物である．ト

ガリネズミはかつて食虫目という分類群に属していたが，この分類群は分子系統学の知見により多系統であることが判明し現在では無効となっている．トガリネズミを含む真無盲腸目はコウモリやイヌ，ネコ，ブタ，ウシ，クジラなどを含むローラシア獣類に，“ネズミ”を含む齧歯目は霊長類やウサギ類を含む真主齧類という分類群に属している（長谷川，2014，2020）．つまりトガリネズミと“ネズミ”は人間とコウモリと同程度に系統的に離れた動物である．トガリネズミ科にはトガリネズミ亜科，ジネズミ亜科，モリジャコウネズミ亜科の３つの亜科が含まれているが，後二者は近縁な一つの単系統群にまとめられる（Dubey et al., 2007）．トガリネズミ科では，トガリネズミ亜科は 184 種，ジネズミ亜科は 245 種，モリジャコウネズミ亜科は 25 種の合計 454 種が知られており，哺乳類のなかでは２番目に大きな分類群である（Burgin et al., 2020）．そしてトガリネズミ亜科の動物をトガリネズミ類，ジネズミ亜科をジネズミ類と略称され，本稿でもそれに従う．トガリネズミ類は主にユーラシアと北アメリカ（と南アメリカの最北端）の冷涼な地域に，ジネズミ類は主にユーラシアとアフリカの温暖域～熱帯域に，モリジャコウネズミ類はアフリカ中部の熱帯域に分布している（大舘，2011；Neves et al., 2018）．

トガリネズミ類とジネズミ類（とモリジャコウネズミ類）の形態は似ており，尖った鼻先と小さな眼，発達した触毛ヒゲ，前後肢ともに５本の指を持っている（図 1）．トガリネズミ科の動物は一般に小型であり（約 180 g 以下，多くは数十 g 以下），なかには世界最小の哺乳類とされるチビトガリネズミ（トガリネズミ亜科）やコビトジャコウネズミ *Suncus etruscus*（ジネズミ亜科）のように２グラム前後の体重しかない極小の種もいる．トガリネズミ科の動物の寿命は野外では２年を超えることはほとんどない（大舘，2011）．餌は小型節足動物やミミズ，ナメクジなどが主で，中には魚類や両生・爬虫類などを捕食する種もいる（阿部，1985；大舘，2011）．トガリネズミ類（亜科）は一般に基礎代謝率が高く高体温であるが，ジネズミ類（亜科）はこれに比して基礎代謝率は低く体温も低い（Churchfield, 1990; Taylor, 1998）．またトガリネズミ類（亜科）は冬眠したほうが有利と思われるにも関わらず，確実な冬眠は確認されておらず，このことは従来より大きな謎とされている（Lyman, 1982）．さらにトガリネズミ亜科では日内休眠は見られないが，ジャコウネズミ *Suncus murinus* を含むジネズミ亜科では日内休眠は普通に見られる（Taylor, 1998）．ただし著者の知る限り，トガリネズミ類の体温を通年に渡り計測した研究例はないので，冬眠や日内休眠の有無の厳密な結論はできないが，少なくとも肉眼で確認できるような典型的な冬眠や日内休眠はトガリネズミ類では観察されていない．このように北方系のトガリネズミ類と南方系のジネズミ類の形態は似ているが対照的な生理システムや生態学的特性を持つことが多い（Innes, 1994）．

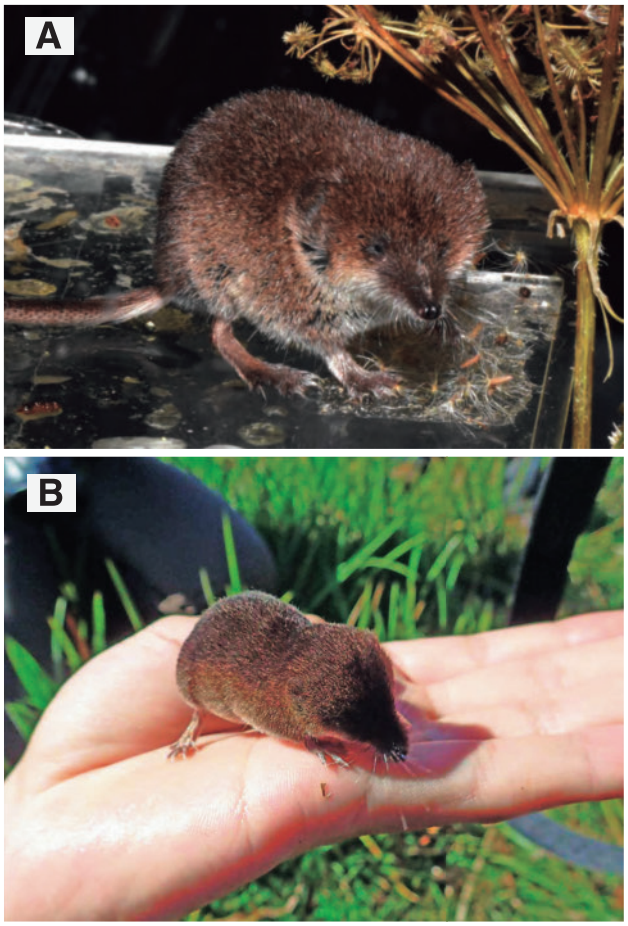

図 1：トガリネズミ類の外観．A：世界最小の哺乳類の一つのチビトガリネズミ *Sorex minutissimus*（2017 年 12 月，北大総合博物館のトガリネズミ展にて撮影）．B：デーネル現象がはじめて報告されたヨーロッパトガリネズミ *S. araneus*（2016 年 9 月ポーランドのビャウォヴィエジャ Białowieża にて撮影）．

日本には７種のトガリネズミ亜科と５種のジネズミ亜科の合計 12 種のトガリネズミ科動物が分布している（Ohdachi et al., 2015）．このうち，北海道にはオオアシトガリネズミ，バイカルトガリネズミ（北海道に生息するものは慣例的にエゾトガリネズミとよばれる），ヒメトガリネズミ，チビトガリネズミ（北海道に生息するものはトウキョウトガリネズミと呼ばれる事がある）４種のトガリネズミ類（トガリネズミ亜科）と南方にはニホンジネズミ（ジネズミ亜科）が生息している（大舘, 2021）．バイカルトガリネズミは本州，四国と佐渡に生息しているシントウトガリネズミ *Sorex shinto* と，チビトガリネズミは本州中部に生息しているアズミトガリネズミ *S.*

hosonoi と，それぞれ姉妹種の関係にある（Ohdachi et al., 2001; Ohdachi et al., 2006）．またオオアシトガリとヒメトガリは北海道・サハリン（樺太）～北東アジア大陸に分布している東アジア特産種である（Ohdachi et al., 2015）．一方，バイカルトガリは北海道・サハリン～ユーラシア大陸北部に分布する旧北区種（Palaearctic species），チビトガリは北海道・サハリン～ユーラシア大陸北部とアラスカ西部に分布する全北区種（Holarctic species）である（Ohdachi et al., 2015）．

次に北海道に生息する4種のトガリネズミの餌利用であるが，オオアシトガリはミミズを主要な餌として，この他にイモムシ，クモ，ザトウムシなどの節足動物などを食べている（Ohdachi, 1995b）．バイカルトガリはイモムシとクモ，ザトウムシ，ジムカデなどが主要な餌であるが，ミミズもわずかだが利用する（Ohdachi, 1995b）．ヒメトガリネズミはジムカデ，クモ，ザトウムシやイモムシなどを主な餌としている（Ohdachi, 1995b）．チビトガリもヒメトガリと同様に地表性の小型節足動物を主に食べている（Namba and Ohdachi, 2009）．また，活動空間については，オオアシトガリは半地下棲，他の3種は地表活動棲でありチビトガリはさらに草の上を利用することができる（Ohdachi, 1995a, 1997; Ohdachi et al., 2010；河原，2013）．

北海道のトガリネズミ類の越冬中の生態や生理については全くわかっていないが，ヨーロッパや北米の種ではいくつかの研究例はある（Aitchison, 1987; Churchfield, 2012）．トガリネズミ類の主な餌の土壌無脊椎動物の現存量は地表では少なくなるが，地中は温度がそれほど下がらないこともあり地中における餌の現存量は夏とはさほどかわらないことがヨーロッパの研究例で分かっている（Churchfield, 1982; Churchfield et al., 2012）．しかし，それでも，夏と比べて冬の餌条件は相対的に悪くなっていると考えられる．例えば，ヨーロッパトガリネズミの夏の重要な餌であるミミズは冬期には減るので，冬は嗜好性の高いあるいは好適な餌の不足が起こりうる（Churchfield et al., 2012）．この場合は他の小型節足動物などの利用可能な餌を補償的に食べているらしい．また次章のデーネル現象の説明で述べるがトガリネズミ類は冬期に体重を減らすので，餌の総摂取量を減らすことにより，餌不足を回避しているという説がある（Churchfield et al., 2012）．またトガリネズミ類は冬期には代謝率を下げたり，長く巣に籠もってじっとして餌量を下げるという説もある（Aitchison, 1987）．いずれにせよ，冬期，特に積雪量が多い場合には地中はさほど気温が下がらず，また土壌の小型節足動物のバイオマスは夏とあまり変わらないという餌条件は，トガリネズミ類が冬眠せずに越冬することを可能にしている．

北海道でも冬期に積雪が少ない苫小牧などの地域では，ミミズを主な餌とするオオアシトガリが比較的少ないことは（Ohdachi and Maekawa, 1990b），越冬中の餌の利用可能量と関係しているのかもしれない．北海道ではトガリネズミ類は自然状態の良いハビタットならどこにでも生息し，しかも4種も共存しているので，北海道はトガリネズミ類の越冬生態の研究を推し進めるには適した調査地域の一つである．著者はかつて冬期の生態に注目して調査を試みたことがあったが，積雪下での捕獲が困難で，調査を諦めた経験がある．しかし現在は著者らの研究グループではトガリネズミ類の飼育技術を確立したので実験室内で越冬生態や生理についての研究ができる状況になった．今後，トガリネズミ類の越冬に関する研究が進むことが期待されている．

ところで，サーモニュートラル・ゾーン（thermoneutral zone）より低い温度では，小型哺乳類の寒さ対策として震えによる発熱は効率的ではなく，褐色脂肪組織（brown adipose tissue）の代謝が最も重要であるとされている（Himms-Hagen, 1976）．トガリネズミ類は温帯北部～北極域に分布しているので，トガリネズミ類は冬期の間はサーモニュートラル・ゾーンよりも低い温度にさらされ続けていることになる．この事と関連していると思われるが，トガリネズミ類の脂肪組織は夏期でも冬期でもほとんどすべてが褐色脂肪組織（brown adipose tissue）からなっている（Hyvärinen, 1994）．北海道のトガリネズミにおいて褐色脂肪組織については，著者の知る限り調べられていないが，冬眠せずに厳冬期でも活動し続けるトガリネズミ類の褐色脂肪組織の動態の把握はトガリネズミ類の越冬生態を解明する上で今後の重要な研究課題となろう．

3. デーネル現象

ポーランドの A. デーネル August Dehnel（図2）は，ヨーロッパトガリネズミ *Sorex araneus* で冬期に頭骨の高さが低くなることを報告した（Dehnel, 1949）．その後，トガリネズミ類では体サイズと頭骨サイズは厳冬期に減少し春に向かって急激に増大することがいくつも報告された（Yaskin, 1994; Lazaro et al., 2017; Lazaro et al., 2019）．例えば，ドイツ産のヨーロッパトガリでは脳頭蓋の高さが生まれた年の夏期よりも冬期に約20%も縮んで，次の夏期にはもともとの大きさよりも15%大きくなることが報告されている（Lazaro et al., 2017）．この

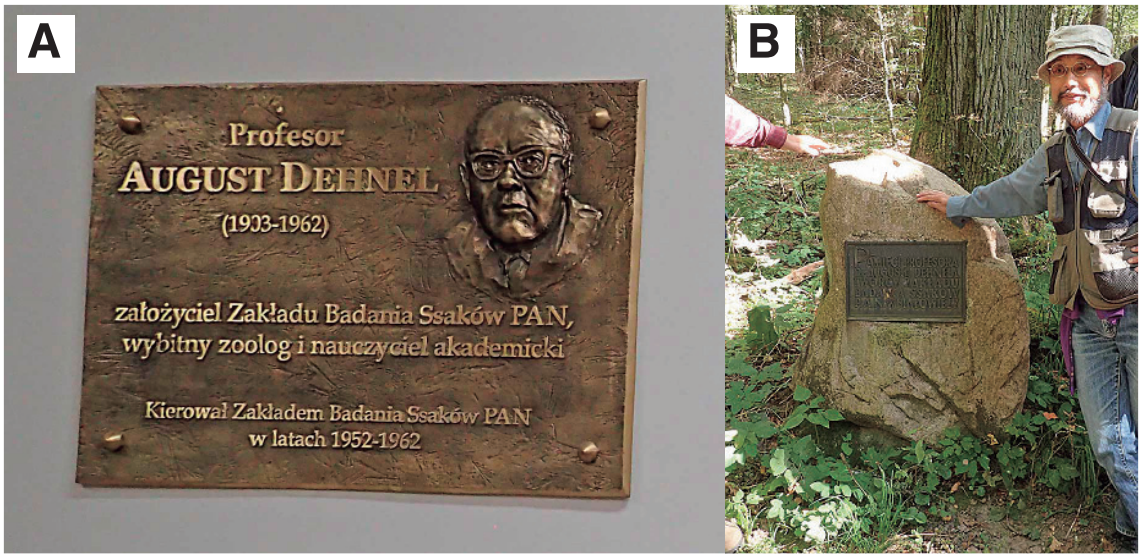

図 2：デーネル博士の記念のレリーフと石碑（2016 年 9 月，ポーランドのビャウォヴィエジャにて撮影）．A：ポーランド科学アカデミー哺乳類学研究所の建物内のレリーフ．B：哺乳類学研究所に隣接する森林内でのデーネル博士を記念する石碑と筆者．

ように小型哺乳類が冬期に体サイズや頭骨サイズを減少させる現象は発見者にちなんでデーネル現象と呼ばれている（Lazaro and Dechmann, 2021）．

トガリネズミ科では北方系のトガリネズミ亜科でデーネル現象が報告されているが，南方系のジネズミ亜科では今のところ報告はない．何種かのネズミ類（齧歯目）でもデーネル現象は報告されている（Yaskin, 1984）．またヨーロッパでは，北方に生息しているヨーロッパモグラ *Talpa europaea*（真無盲腸目）でデーネル現象は見られるが，より南方に生息している近縁種のイベリアモグラ *T. occidentalis* では見られない（Novakova et al., 2022）．さらに北半球の冷涼地域に生息し 2 年以上の寿命を持っている小型イタチ科動物（食肉目）のオコジョやイイズナは，生まれた年の夏期よりも越冬中に体サイズや頭骨サイズが減少し，次の年の夏に最大値を示すことが報告されている（LaPoint et al., 2017）．このようにデーネル現象はトガリネズミ以外の北方系の小型哺乳類の何種かにおいて知られている．

では，なぜデーネル現象が起きるのかという究極的要因であるが，従来は冬期の餌資源量の減少と関連づけられて論議されることが多かった（Lazaro et al., 2017）．しかし，どうもそのような単純な理由ではないことが分かってきた．トガリネズミ類では資源量の不足により直接的にデーネル現象が引き起こされるのではないが，体サイズを減少させることによって必要な総エネルギー量を下げるためという説が挙げられている（Churchfield et al., 2012）．また基礎代謝率を下げて熱ロスを下げるために体サイズを減少させるという説もある（Taylor et al., 2013）．小型イタチ類やヨーロッパモグラではデーネル現象が餌資源の減少により引き起こされたわけではない，という研究結果もある（LaPoint et al., 2017; Novakova et al., 2022）．

結局，デーネル現象がなぜ起こるかという究極要因についての明確な回答はなく，現在，ヨーロッパの研究者を中心に研究されている状況である．さらにはこの現象がおこる生理的な至近要因についてもまったくわかっていない．北海道に生息するトガリネズミ類も具体的な分析データはないが冬期の頭蓋骨が小さいことは経験的にわかっている．ただし積雪が深い場所が多い北海道では冬期のサンプルが少ないので，今後，北海道のトガリネズミ類でもデータを収集してデーネル現象についての詳しい研究報告が望まれる．

4. まとめ

このように寒冷地域に生息するトガリネズミ類は餌不足が懸念される冬期にも冬眠せずに餌を求めて活動し続ける．しかも彼らは基礎代謝率が高く飢餓に非常に弱い．そして厳冬期には体サイズや頭骨サイズを減少させ春に向けて増大するという特異な生理的反応（デーネル現象）をする．しかし，なぜ彼らは体サイズや頭骨サイズを減少させるという“はなれ技”をしてまで，厳しい冬期にも高い活動を維持して冬を越すのであろうか？

ところでトガリネズミ類（トガリネズミ亜科）の多くの個体は春～秋に生まれて冬を越して春に繁殖を開始し，遅くとも次の冬の前に死亡するという生活サイクル

を持っている（茂原, 1985；Dokuchaev, 1989；大舘, 2011）．トガリネズミ類は原則的に春生まれだろうと秋産まれだろうと冬を越さないと繁殖を始めないが，メスのうち少数個体は生まれた年の冬前に繁殖を開始する．当年個体で繁殖を開始するメスの比率は北海道のような「南方」では数％（大舘，2011），東シベリアのような「北方」では数十％に達する（Dokuchaev, 2005）．これは冬を越すのがより厳しい地域では冬前に子供を生んでしまったほうが適応的であるということなのかもしれない．一方，オスでは冬を越す前に繁殖を開始する個体は稀である（Bellocq and Smith., 2003; Dokuchaev, 2005；大舘，2011）．つまり多くのトガリネズミ類のオスはどの地域でも冬を越さないと繁殖を開始しない傾向にある．

一般に哺乳類では精子形成には高体温は不利であり，多くの哺乳類の成獣オスでは精巣は体腔から飛び出した睾丸という器官に収まり，精巣は体腔内の体温よりも低い温度が保たれている（Moore and Quick, 1924; Mäkelä et al., 2019）．一般に精巣が高温であると正常な精子形成が阻害される．しかしトガリネズミ類は基礎代謝が高く高体温にも関わらず，睾丸を持たずに生涯体腔内に精巣はとどまっている．つまりトガリネズミのオスの精巣は精子形成に不利な高体温に常にさらされていることになる．

一方，トガリネズミ科でも南方系のジネズミ亜科ではトガリネズミ亜科と異なりオス・メスともに生後数ヶ月以内に繁殖を開始するのが一般的である（織田，1985；Ohno et al., 1992）．ジネズミ亜科は一般にトガリネズミ亜科よりも体温が低いので（Churchfield, 1990; Taylor, 1998），睾丸がなくとも精子形成も問題がないのかもしれない．一方，トガリネズミ亜科では代謝率が高くなる方向に進化し，高体温は系統的制約であり，この制約下でトガリネズミ類は効果的に精子形成を行わねばならないと思われる．そこで著者は，トガリネズミ類のオスが冬を越さないと繁殖を始めないのは，体腔内の精巣が接する体表面の温度を下げて精子形成を正常に行うために低温暴露が必要なためである，という仮説を立てた．現在，このことを検証するためにトガリネズミ類の繁殖生理について，鳥取大学（元東海大）の佐藤陽子博士らと共同研究を進めている．もしこの仮設が正しければ，トガリネズミ類のほとんどが寒冷地域に分布していることを繁殖生態との関連で説明できるかもしれない．また前章で説明した厳冬期に体サイズを減少させること（デーネル現象）と繁殖との関連についても興味深いことである．

北海道にはこの興味深い生態と生理を有しているトガリネズミ科動物が５種（トガリネズミ亜科は４種）も生息しているのでトガリネズミ類の生態や生理の研究を行うのに適している．そして現在，飼育技術も向上し飼育下での繁殖も試みられている．今後，トガリネズミの研究を総合的に進めるために広い分野の研究者が増えてくれることを心から望む．

謝辞

中田圭亮，岩佐真宏，坪田敏男，河合久仁子，崎山智樹の各氏には北海道の哺乳類の冬眠や越冬生態に関する情報を教えていただいた．山口良文氏には初期の原稿に対して批評を加えていただいた．以上の方々に御礼申し上げる．

引用文献

阿部永．（1985）．適応放散からみた現生トガリネズミ類の分類，分布，生態．In 織田銑一・鬼頭純三・太田克明・磯村源蔵（編集），スンクス．実験動物としての食虫目トガリネズミ科動物の生物学（pp.20–37）．東京：学会出版センター．

阿部永（監修）．（2005）．日本の哺乳類．改訂版．東京：東海大学出版会．

Aitchison, C. W. (1987). Winter energy requirements of soricine shrews. *Mammal Review, 17*, 25–38.

Bellocq, M. I. and Smith, S. M. (2003). Population dynamics and foraging of *Sorex cinereus* (masked shrew) in the boreal forest of eastern Canada. *Annales Zoologici Fennici, 40*, 27–34.

Burgin, C. J., Wilson, D. E., Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Lacher, Thomas E., and Sechrest, W. (2020). *Illustrated Checklist of the Mammals of the World*: Lynx Editions.

Churchfield, S. (1982). Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. *Journal of Animal Ecology, 51*, 15–28.

Churchfield, S. (1990). *The Natural History of Shrews* (1st ed.). London: A & C Black Ltd.

Churchfield, S., Rychlik, L., and Taylor, J. R. E. (2012). Food resources and foraging habits of the common shrew, *Sorex araneus:* does winter food shortage explain Dehnel's phenomenon? *Oikos, 121*, 1593–1602.

Dehnel, A. (1949). Studies on the genus *Sorex* L. *Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, sectio C, 4*, 17–102.

Dokuchaev, N. E. (1989). Population ecology of *Sorex* shrews in North-East Siberia. *Annales Zoologici Fennici, 26*, 371–380.

Dokuchaev, N. E. (2005). Reproduction of shrews (*Sorex*) in Siberia. In J. F. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer, & B. I. Sheftel (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews II. Special Publication of the International Society of Shrew Biologists.*

(pp. 425–434). New York: International Society of Shrew Biologists.

Dubey, S., Salamin, N., Ohdachi, S. D., Barrière, P., and Vogel, P. (2007). Molecular phylogenetics of Soricidae (Mammalia, Soricidae) reveals timing of transcontinental colonisations. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 44*, 126–137.

French, A. R. (2000). Interdependency of stored food and changes in body temperature during hibernation of the Eastern Chipmunk, *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 81: 979–985.

船越公威．（2020）．コウモリ学：適応と進化．東京：東京大学出版会．

長谷川政美．（2014）．系統樹をさかのぼって見えてくる進化の歴史：ベレ出版．

長谷川政美．（2020）．分子情報にもとづいた真獣類の系統と進化．哺乳類科学，*60*，269–278．

林田光祐．（1988）．エゾリスの社会行動が分散貯蔵の様式に与える影響．北海道大學農學部演習林研究報告，*45*，267–278．

Himms-Hagen, J. (1976). Cellular thermogenesis. *Annual Review of Physiology, 38*, 315–351.

Hyvärinen, H. (1994). Brown fat and the wintering of shrews. In J. F. Merritt, G. L. Kirkland, Jr., & R. K. Rose (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews* (pp.259–266). Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History.

Innes, D. G. L. (1994). Life histories of the Soricidae. In J. F. Merritt, G. L. Kirkland, Jr., & R. K. Rose (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews* (pp.111–136). Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History.

河原淳．（2013）．チビトガリネズミ *Sorex minutissimus* の生態学的研究．博士学位論文．酪農学園大学，江別市．

川道美枝子．（2000）．シマリス．In 川道武男・近藤宣昭・森田哲夫（編集），冬眠する哺乳類（pp.143–161）．東京：東京大学出版会．

Kawamichi, T. (1971). Annual cycle of behaviour and social pattern of the Japanese pika, *Ochotona hyperborea yesoensis*. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Series VI. Zoology and Ecology, 18*, 173–185.

川道武男．（1994）．ウサギがはねてきた道．東京：紀伊國屋書店．

川道武男．（2000）．冬眠の生態学．In 川道武男・近藤宣昭・森田哲夫（編集），冬眠する哺乳類（pp.31–99）．東京：東京大学出版会．

LaPoint, S., Keicher, L., Wikelski, M., Zub, K., and Dechmann, D. K. (2017). Growth overshoot and seasonal size changes in the skulls of two weasel species. *Royal Society Open Science, 4*, 160947. doi:10.1098/rsos.160947

Lazaro, J. and Dechmann, D. K. N. (2021). Dehnel's phenomenon. *Current Biology, 31*, R463-R465. doi: 10.1016/j. cub. 2021.04.006

Lazaro, J., Dechmann, D. K. N., LaPoint, S., Wikelski, M., and Hertel, M. (2017). Profound reversible seasonal changes of individual skull size in a mammal. *Current Biology, 27*, R1106-R1107. doi:10.1016/j.cub.2017.08.055

Lazaro, J., Hertel, M., Muturi, M., & Dechmann, D. K. N. (2019). Seasonal reversible size changes in the braincase and mass of common shrews are flexibly modified by environmental conditions. *Scientific Reports, 9*, 2489. doi:10.1038/s41598-019-38884-1

Lyman, C. P. (1982). Who is who among the hibernators. In C. P. Lyman, J. S. Willis, A. Malan, & L. C. H. Wang (Eds.), *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds* (pp.12–36). New York: Academic Press.

Mäkelä, J. A., Koskenniemi, J. J., Virtanen, H. E., and Toppari, J. (2019). Testis development. *Endocrine Reviews, 40*, 857–905.

Merritt, J. F. (2010). *The Biology of Small Mammals*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Moore, C. R. and Quick, W. J. (1924). The scrotum as a temperature regulator for the testis. *American Journal of Physiology, 68*, 70–79.

森田哲夫．（2000）．アカネズミと日内休眠．In 川道武男・近藤宣昭・森田哲夫（編集），冬眠する哺乳類（pp.234–246）．東京：東京大学出版会．

中田圭亮．（2021）．北海道の野ネズミたち．モーリー（北海道ネーチャーマガジン），*57*，18–21．

Namba, T. and Ohdachi, S. D. (2009). Diets of the Eurasian least shrew (*Sorex minutissimus*) from various localities in Hokkaido, Japan. *Mammal Study, 34*, 219–221.

Neves, T., Tapisso, J. T., Porto, M., Pereira, H. M., Mathias, M. L., and Borda-de-Água, L. (2018). The role of competition in driving species global distributions: Soricid shrews as a case study. *Journal of Biogeography*, 1–11. doi:10.1111/jbi.13463

Novakova, L., Lazaro, J., Muturi, M., Dullin, C., and Dechmann, D. K. N. (2022). Winter conditions, not resource availability alone, may drive reversible seasonal skull size changes in moles. *R Soc Open Sci, 9*, 220652. doi:10.1098/rsos.220652

織田銑一．（1985）．飼養管理と繁殖方法．In 織田銑一・鬼頭純三・太田克明・磯村源蔵（編集），スンクス *Suncus murinus*．実験動物としての食虫目トガリネズミ科動物の生物学（pp.102–111）．東京：学会出版センター．

Ohdachi, S. (1995a). Burrowing habits and earthworm preferences of three species of *Sorex* in Hokkaido. *Journal of the Mammalogical Society of Japan, 20*, 85–88.

Ohdachi, S. (1995b). Diets and abundances of three sympatric shrew species in northern Hokkaido. *Journal of the Mammalogical Society of Japan, 20*, 69–83.

Ohdachi, S. (1997). Laboratory experiments on spatial use and aggression in three sympatric species of shrew in Hokkaido, Japan. *Mammal Study, 22*, 11–26.

大舘智志．（2011）．トガリネズミ科動物の生態と多様性 In 織田銑一・鬼頭純三・太田克明・磯村源蔵（編集），スンクスの生物学（pp.34–48）．東京：学会出版センター．

大舘智志．（2021）．北海道の小さな猛獣トガリネズミ．モーリー（北海道ネーチャーマガジン），*57*，24–27．

Ohdachi, S., Dokuchaev, N. E., Hasegawa, M., and Masuda, R. (2001). Intraspecific phylogeny and geographic variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* species based on the mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Molecular Ecology, 10*, 2199–2213.

Ohdachi, S. D., Hasegawa, M., Iwasa, M. A., Abe, H., Vogel, P., Oshida, T., and Lin, L. K. (2006). Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology, London, 270*, 177–191.

Ohdachi, S. D., Ishibashi, Y., Iwasa, M. A., Fukui, D., and Saitoh, T. (Eds.) (2015). *The Wild Mammals of Japan. 2nd edition*. Kyoto: Shoukadoh.

Ohdachi, S. D. and Kawahara, A. (2015). *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780. In S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa, Fukui, D, and T. Saitoh (Eds.), *The Wild Mammals of Japan. 2nd edition* (pp.2–3). Kyoto: Shoukadoh.

Ohdachi, S. and Maekawa, K. (1990a). Relative age, body weight, and reproductive condition in three species of *Sorex* (Soricidae; Mammalia) in Hokkaido. *The Research Bulletins of the College Experiment Forests, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, 47*, 535–546.

Ohdachi, S. and Maekawa, K. (1990b). Geographic distribution and relative abundance of four species of soricine shrews in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica, 35*, 261–267.

Ohno, K., Niwa, Y., Kato, S., Koyasu, K., Oda, S., and Kondo, K. (1992). The domestication of *Crocidura dsinezimi* as a new laboratory animal. *Experimental Animals (Tokyo), 41*, 449–454.

茂原信生．（1985）．哺乳動物の成長．トガリネズミ類における特徴．In 織田銑一・鬼頭純三・太田克明・磯村源蔵（編集），スンクス *Suncus murinus*．実験動物としての食虫目トガリネズミ科動物の生物学（pp.68–76）．東京：学会出版センター．

Taylor, J. R. E. (1998). Evolution of energetic stragegies in shrews. In J. M. Wójcik & M. Wolsan (Eds.), *Evolution of Shrews* (pp. 309–346). Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences.

Taylor, J. R., Rychlik, L., and Churchfield, S. (2013). Winter reduction in body mass in a very small, nonhibernating mammal: consequences for heat loss and metabolic rates. *Physiological and Biochemical Zoology, 86*, 9–18.

坪田敏男．（2000）．クマ―生理的側面から―．In 川道武男・近藤宣昭・森田哲夫（編集），冬眠する哺乳類（pp.213–233）．東京：東京大学出版会．

坪田敏男．（2011）．クマの生物学―クマという生きもの．In 坪田敏男・山﨑晃司（編集），日本のクマ．ヒグマとツキノワグマの生物学（pp.1–36）．東京：東京大学出版会．

Yaskin, V. A. (1984). Seasonal changes in brain morphology in small mammals. In J. F. Merritt (Ed.), *Winter Ecology of Small Mammals* (pp.183–191). Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History.

Yaskin, V. A. (1994). Variation in brain morphology of the common shrew. In J. F. Merritt, G. L. Kirkland, Jr., & R. K. Rose (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews* (pp.155–162). Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History.