

2023 年度学会賞受賞者

トガリネズミの哺乳類学： 分かっていないなら自分で調べよう！

大 舘 智 志

北海道大学低温科学研究所

はじめに

日本哺乳類学会 100 周年記念という節目の年に、学会賞をいただきとても光栄である。受賞の連絡をもらった時、驚愕とともに心より嬉しく感じた。と同時にいままでの受賞者と比較すると本当に私で良かったのであろうかという不安も交錯した。しかし、私のような凡庸な研究者でも長く研究活動を続けていれば評価されることもあるので、若手研究者にとっては「彼がもらえたのなら私ももらえる」という励みになると思う。

2008 年に学会賞が日本哺乳類学会に設置されてから、今回で 16 回目の授与であり合計 17 名が受賞者となっている。そのうち 8 名は北海道大学を卒業（修了）した、ないし北大で教員を勤めていた人である。学閥を誇るという意味ではなく客観的事実として、北大は日本の哺乳類学の一大拠点として機能していたことは間違いない。さらに仔細に至るが、第 2 回受賞者の阿部 永さんは北大農学部応用動物学教室における私の指導教官で、第 11 回受賞者の齊藤 隆さん（現北大名誉教授）は在籍時の先輩であった。この応用動物学教室は改編され、残念ながら、現在北大ではコアな哺乳類学のスクールは消失してしまった。ふと気がつく、私が北大におけるいわゆる帝大教室系の最後の研究者となっていた。明治後期の八田三郎まで遡り昭和初期に犬飼哲夫が確立した札幌農学校～北大の哺乳類学の系譜（大舘 2023）が終焉を迎えることに寂寥の念を禁じえない。各大学の伝統や学風を考慮せず、金を取ってくる研究が優先され、日本全国どこもかしこも金太郎飴のように特徴のない大学ばかりになってしまった国立大学法人の潮流は、日本の国力や経済の衰退に起因するものなので致し方ない。しかし前向きにとらえると、これからの日本の哺乳類学は学統・学譜によらないで多様に発展していくことになるだ

ろう。

さて、私の研究スタンスは、ある種や分類群の生態や進化を解明するために、多様な研究領域からの知見を融合し包括的な探求を行うことにある。そのためには私自身の専門分野にとどまらない広い研究をめざし、また対象地域も地理的・国際的条件による制限を設けずに調査を実行してきた。これは力任せな研究手法ではあるが、「自分が面白いと思う研究はかならず実行する」という態度こそが学問追求の王道であると私は確信している。以下では、総合的アプローチをとる哺乳類学の研究例として私が 35 年以上にわたり取り組んできた、トガリネズミ類ないし真無盲腸類の生態・進化の研究成果を中心に紹介をする。

トガリネズミの研究以前

この章は私史の紹介であり、多くの方には興味がないと思われるので、いささか恐縮である。私は宮崎 駿監督のアニメ映画「トトロ」のモデル地として有名な埼玉県所沢市の狭山丘陵のそばで生まれ育ち、幼少時から昆虫や魚を捕り野山を歩き、自然に親しんでいた。「トトロ」ではまさに私が生まれた時代の風景が描写されている。そして父が生き物好きで、猟犬などを飼っていたので私は誕生以来ずっと動物とともに過ごしていた。幼稚園の卒園アルバムの将来の夢には「もうじゅうがり（猛獣狩り）」とあったから随分小さい時から哺乳類に興味があったことが窺われる。私の生き物好きは親戚の間でも有名で、しばしばニューギニアで戦死した獣医の大叔父・克己（麻布大の前身卒業）と比較されていたので、子供の頃はなんとなく獣医になるつもりであった。このように生き物好きが昂じ、高校受験では生物部がある高校を選択し埼玉県立川越高校に入学した。この高校の生物部は

活発であり優れた業績をだしている先輩もいることがわかり、迷うことなく入部した。そしてそこで運命の出会いがあった。生物部の顧問をしていた高橋 守さん(みんなからはマモツァンと呼ばれていた)との邂逅である。高橋先生は哺乳類や鳥類の外部寄生虫などを研究しており、現在でも活発に研究活動をされ私との交流関係は続いている。入部時に、彼から「哺乳類に興味ないか？是非とも哺乳類班を作ろうよ」との勧誘を受け、一年上の先輩とともに生物部に哺乳類班を設立した。そこでアズマモグラ (*Mogera imaizumii*, 当事の学名は *M. wogura*) の食性や繁殖の研究をおこなった (Takahashi et al. 1982; 鴨田ほか 1985)。この研究は埼玉県の高校理科研究の発表会で金賞を受賞した。このように私は高校生の時分から、小型哺乳類の捕獲法、フラットスキン標本や組織標本の製作などを教わっていた。さらには、高橋先生の助手として、捕獲されたイノシシ (*Sus scrofa*) やニホンザル (*Macaca fuscata*) などについて寄生虫の採集のために秩父の山奥まで同行したり、鳥類のバンディング調査などもしていた。そして進路は漠然と東大の獣医学科に進学しようと思っていたが、高橋先生から「獣医になって何すんの？北大農学部の実用動物学教室には、ダニの森 樊須先生と哺乳類の阿部 永先生がいるからそこに行って研究者になったら？」と勧められた。それまでそのような遠方の北大は進学の外であったが、熱心に高橋先生が勧めるのと、北大の持つエキゾチックな魅力と、学力的にも無理がなかったので北大に行くことにした。1982年4月に北海道大学に入学するとともに、風のうわさで聞いていた北大ヒグマ研究グループ(以下、クマ研)といういかにも北海道らしいサークルに入会した。そこで私はヒグマ (*Ursus arctos*) のことだけでなくは山の歩きかたや、調査の企画と実行などの野外調査のハウツーを学んだ。そしてクマ研との繋がりや、エゾシカ (*Cervus nippon*)、アザラシ類やニホンザルなどの調査の手伝いにも行き、大学の1~3年目には数多くの貴重なフィールド調査の体験をした。当時、北大では教養部で2年間学んだのちに、そこでの成績によって進級先の学部や学科が決まった。ところが農学部実用動物学教室や獣医学部に入るには高い成績が必要であり、フィールド三昧の学生生活を過ごしていた私の成績はその基準に達していなかった。そこで成績を上げるために計画留年することにした。自分が大学生の親となった今、両親にはとても申し訳なく思っている。しかしながら、1~3年目のクマ研での経験は現在の私の研究活動の基礎となりとても有意義な時間であった。一年留年後に辛うじて農学部実用動物学教室に進級すること

ができ、そこでは北海道内のヒグマの頭骨形態の変異を卒業研究のテーマとした。そして比較的狭い北海道内にも統計的に有意な頭骨サイズや形態の地理的変異があることを明らかにし、投稿論文として発表した (Ohdachi et al. 1992)。このほかにもクマ研時代に調査した結果の一部は論文や報告書として公表している (阿部ほか 1987; Ohdachi and Aoi 1987; Maeda and Ohdachi 1994)。ヒグマは私が本格的な研究者になる機会を与えてくれた思い入れのある動物である。

大学院時から始めたトガリネズミ研究

1987年に卒業後、そのまま大学院修士課程に進学したが、大型獣が対象だと一人では思うような研究を進めることが困難であると当時は考え (今はどんな対象でも困難は同じであると痛感している)、指導教官であった阿部 永さんと先輩の井上忠行さんが研究していたトガリネズミ類に研究対象を変え、その生態の種間差や種間競争の研究を始めることになった。博士課程は北大農学研究科→アメリカ・シガン大学→(北大農学部研究生)→北大理学研究科と所属に紆余曲折があった。農学部研究生時代は一時期、両生類の研究をしていた (Ohdachi 1994) が、最終的に行き着いた理学研究科ではトガリネズミの研究に回帰して1995年に学位を取得し、現在に至っている。つまり修士課程以来、途中の研究中断も含めると35年以上に渡りトガリネズミ類を主な研究対象としていることになる。

トガリネズミの生態学的研究

まず、私の主な研究対象である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 (*Soricidae*) の小型哺乳類のことである。現生のトガリネズミ科にはトガリネズミ亜科 (*Soricinae*)、ジネズミ亜科 (*Crocidurinae*)、モリジャコウネズミ亜科 (*Myosoricinae*) の3つの亜科が含まれている (Burgin et al. 2020)。また、モリジャコウネズミ亜科はジネズミ亜科と単系統群をつくり (Dubey et al. 2007)、前者を後者に含めるという分類もある (Repenning 1967)。ところでモリジャコウネズミ亜科という和名は *Myosoricinae* の語源から考えると適切ではないと思う。さらに *Myosoricinae* は「モリジネズミ亜科」の和名でも呼ばれることもある。こちらの和名は *Myosoricinae* の基幹属 *Myosorex* と、ジネズミ亜科に属しアフリカに分布している *Sylvisorex* 属を取り違えたためではないか、と

私は疑っている。一方、*Myosorex* 属は森林だけでなく灌木ブッシュ、乾燥サバンナ、湿潤草原などにも生息しており（例えば、Taylor et al. 2013）、ハビタットは「モリ」に限定されてはいないし、語源的にも森林とは関係がない。

トガリネズミ科には454種が知られ（トガリネズミ亜科184種、ジネズミ亜科245種、モリジャコウネズミ亜科25種）（Burgin et al. 2020）、哺乳綱の中ではネズミ科（Muridae）について2番目に大きな分類群（科）である。トガリネズミ亜科は主にユーラシアと北アメリカの冷涼な地域に、ジネズミ亜科はユーラシアとアフリカの温暖な地域～熱帯域に、モリジャコウネズミ亜科はアフリカ中部の熱帯域に主に分布している（阿部1983；Churchfield 1990；Neves et al. 2019）。狭義のトガリネズミとはトガリネズミ亜科のことを示し、種多様度は北東ユーラシアが最も高く、最大10種が同所的に共存している（Stroganov 1957；Dolgov 1985）。日本にはトガリネズミ亜科の7種とジネズミ亜科の5種の合計12種のトガリネズミ科動物が生息している（Ohdachi et al. 2015）。このうち北海道にはオオアシトガリネズミ（*Sorex unguiculatus*）、バイカルトガリネズミ（*S. caecutiens*）（通称エゾトガリネズミ）、ヒメトガリネズミ（*S. gracillimus*）、チビトガリネズミ（*S. minutissimus*）（通称トウキョウトガリネズミ）とニホンジネズミ（*Crocidura dsinezumi*）の5種が分布している。このようにトガリネズミ亜科は、ある地域に多くの種が共存することが多く、種間競争や共存機構、種分化を研究するのに良い対象の一つである。

私が大学院に入った1980年代後半から1990年代前半にかけては、北海道のトガリネズミ類の研究は進んでいなかった。日本産トガリネズミ科の分類は阿部 永さんによってだいぶ整理されていたが（Abe 1967）、それでもまだ日本列島の近隣地域の種との関係についての詳細は分かっていなかった。生態についてもいくつかの事象が調べられている程度であった（例えば、Abe 1968；Yoshino and Abe 1984；Inoue 1988, 1991；Inoue and Maekawa 1990；Yokohata 1990など）。この大きな理由の一つは、トガリネズミは人間と特に接点もなく、益にも害にもならず、種レベルでは絶滅が危惧されるわけでもないので研究者から注目されていなかったためである。さらに捕獲するにも墜落缶（pit-fall trap）を設置するなど労力もかかり、飼育技術も確立していなかったことも理由の一つであろう。しかし誰もやりたがらない対象だからこそ、私には魅力的な動物に思えた。

私は生態学を主な学問的バックグラウンドとしており種間競争や共存機構などの群集生態学に興味があったの

で、北海道に共存している4種のトガリネズミ類（*Sorex*）は研究対象として適していた。そこで私は修士課程では、まず、北海道産トガリネズミ群集に関する現時点での種間関係に関する研究、つまり地理的分布（Ohdachi and Maekawa 1990）、行動圏（Ohdachi 1992）、餌利用（Ohdachi 1995a, b）、空間利用（Ohdachi 1997）、攻撃性（Ohdachi 1997）などの生態学的な基礎研究を行った。大学院修了後の研究も含めると以下のようなことが明らかになった。オオアシトガリネズミはトンネルシステムを構築し半地下活動性でミミズを主要な餌とし、このほかにクモ、ムカデ、ザトウムシ、昆虫類などの小型節足動物も食べている。バイカルトガリ、ヒメトガリ、チビトガリは地表活動性でクモ、ムカデ、ザトウムシ、昆虫類などの小型節足動物を主な餌としている（Ohdachi 1995a；Namba and Ohdachi 2009）。そしてバイカルトガリはヒメトガリを執拗に攻撃し（Ohdachi 1997）、種間競争があるとすればこの二種で最も激しいと思われた。チビトガリについては道東と道北、十勝などに限定して分布しているが、餌利用の重なりはヒメトガリとの間で最も高く、彼らの間でも潜在的に厳しい種間競争もあると思われる（Namba and Ohdachi 2009）。また、オオアシトガリはどこにでも生息しているが湿地や火山灰地、砂地などでは少なく、バイカルトガリは火山灰地や少し乾燥した地域では優占する傾向が、ヒメトガリは高標高の地域や湿地、冷涼な地域で優占し、チビトガリは一般に生息密度は低く道東・道北の海岸草原や灌木林で多く見かける傾向にあることが分かり（Ohdachi and Maekawa 1990）、トガリネズミ類の共存条件には種間競争だけでなく、環境選好性も重要であることが示唆された。空間利用の種間差については、オオアシトガリ、バイカルトガリ、ヒメトガリについて調査された（Ohdachi 1997）がチビトガリに関しては分かっていなかった。そして、しばらくするとチビトガリは草の上も活動場所として利用することが判明した（河原2005, 2013；Ohdachi et al. 2015）。つまり北海道のトガリネズミ4種は地表/地下の棲み分けだけでなく、草木などの地上より上方の空間についても棲み分けしている可能性も出てきた。そこで2018年から当時日本大学の生物資源学部の学部生であった谷島 桜さんと共同で、4種の草木上の利用の種間差を調べた。この研究結果については現在投稿中であり、詳細は述べられないが、体重の軽いヒメトガリやチビトガリは体重の重いオオアシトガリよりも草木の上を利用する傾向があった。

このように北海道産のトガリネズミ類はニホンジネズミを除いて、その生態的特性と種間相互作用については

明らかになりつつある。今後もこのような地道な基礎的な生態や行動についてさらに研究を進めることが望まれている。

以上の群集生態学的な研究のほかに、北大低温科学研究所（担当大学院は環境科学研究科→環境科学院）の助手に着任して暫く経った後に、北海道における土壤生態系における上位捕食者であるトガリネズミの生態的役割を調べる研究を始めた。これは指導院生であった南波興之さん（現日本森林技術協会）の研究テーマとして進められた。具体的には、北大苫小牧研究林の森林内にトタンで囲まれた1基15m四方のトガリネズミ排除区や導入区などの実験区を設置し、トガリネズミの餌となる土壤無脊椎動物相の変化や落葉の分解に対するオオアシトガリネズミの影響を調査した。その結果、オオアシトガリが土壤生態系に与えるトップダウン効果は限定的であることが示された。南波さんはこのテーマで博士号を取得し、その結果の一部を *Mammal Study* に投稿したところ、日本哺乳類学会論文賞を得ることができた (Namba and Ohdachi 2016)。また、同じく修士課程の大学院生であった山本佳奈さんは、同じ実験区画を用いて、オオアシトガリが土壤微生物叢におよぼす影響を調べた。今では次世代シーケンサーを用いて環境DNA分析をすれば比較的簡単に微生物叢を捉えることができるが、当時はそのような技術がなかった。そこで北大低温科学研究所の同僚で微生物学者の笠原康裕さんの協力でも ARISA 法という分析法で土壤微生物叢の変化を調べた。その結果、オオアシトガリの有無は微生物叢に明確な影響は与えていないということが分かった (Yamamoto et al. 2010)。このように土壤生態系では、上位捕食者のトップダウン効果よりもボトムアップ効果によって生物群集が成り立っているという、従来から生態学で提唱されていた説と変わらない結果になった。野外実験区は苫小牧研究林の技術職員ほか多数の学生、研究者の協力のもとに労力と資金をかけて建造したが、月並みな研究結果となったことに指導教員としての読みの甘さを痛感した。しかし、このような野外操作実験は、私にとっても学生にとっても、とてもよい経験であったと回想している。

トガリネズミの生物地理学的な研究

以上のようにトガリネズミ類の群集生態学的な研究を始めたが、そこで明らかになるのは現時点での競争などの種間作用と共存機構である。群集構造を調べるにはその群集がどのような歴史的過程を経て成立し、またどのように群集構成種が相互作用していたかを知る必要があ

る (Brooks and McLennan 1991, 1993)。そこで私は博士号を取得した後は、北大理学部附属動物染色体研究施設の増田隆一さん（現北大理学研究院）に分子系統学を学び、トガリネズミ類群集成立過程の研究を始めた。当事の染色体研は、国内外から幅広く外部の研究者に門戸を開いているオープンな研究室であった。それまでずっとフィールド科学畑を歩いてきて、実験器具や薬品の扱いも知らなかった30歳を超えた私も染色体研に（恐らく）快く向かえ入れられ、DNAの分析技術を基礎から学ばせていただいた。染色体研に在籍していたり、ここで技術を学んだ研究者の多くは現在各分野で活躍している。日本哺乳類学会に関して言えば、増田さんや染色体研の院生であった押田龍夫さん（現帯広畜産大学）も日本哺乳類学会の学会賞を受賞している。しかし、このように多くの研究者を育てた染色体研は2001年に改編され惜しくも実質上解体してしまった。

さてこのようにして北海道産のトガリネズミ類を中心とするトガリネズミ類の系統地理学的な研究は始められた。まずは当時のセオリーどおりに、ミトコンドリアの遺伝子配列に基づく系統地理学的な研究を行った (Ohdachi et al. 2001; 大館 2008)。以下にその概要を示す。

オオアシトガリとヒメトガリは、北海道や樺太を含む北東アジア東部沿岸部に限定して分布し似通った分布パターンを示す (Ohdachi et al. 2015)。オオアシトガリは、系統的位置と地理的位置にまったく関連性がなかった。これは、オオアシトガリが祖先の遺伝的多様性を維持したまま、おそらく最終氷期以降に一気に分布をロシア沿海州あたりから樺太、北海道までに広げていったためと思われた。一方のヒメトガリは、北海道内にも地理的に近いもの同士で複数のクラスターを形成し、また樺太〜ハバロフスク、マガダンなど地域に近いものも同じクラスターになる傾向にあった。したがってヒメトガリは北海道には複数回、移入してきたことが示唆された。

一方、バイカルトガリネズミは北海道、韓国、カムチャッカ半島〜フィンランドとユーラシアの北部に広く分布し、姉妹種のシントウトガリネズミ (*Sorex shinto*) が本土地域に分布している (Ohdachi et al. 2015)。チビトガリネズミはアラスカから北海道〜極東ロシア〜ノルウェイまでと全北区の北部に広く分布し、姉妹種のアズミトガリネズミ (*S. hosonoi*) が本州中部に分布している (Ohdachi et al. 2015)。このように、シントウトガリ/バイカルトガリ・グループとアズミトガリ/チビトガリ・グループは、チビトガリがアラスカにも分布することを除けば、似通った分布パターンを示している。ところが、これらの2グループはかなり異なった系統地理学

的なパターンをしていたことがわかった。バイカルトガリの系統樹では、北海道の個体群が最初に深い分岐をし、一方、樺太～カムチャッカ～フィンランドに分布している系統群内では遺伝的変異が少ないことがわかった (Ohdachi et al. 2001, 2003; 大館 2008)。これは北海道の面積と樺太～ユーラシア大陸の分布域の面積の違いを考えると予想外の結果であった。それまでは多くの動物種において、北海道産の個体群は大陸産の部分集合に過ぎないといわれていたが、バイカルトガリにおいては北海道の個体群は大陸のものとは遺伝的にかなり異なり、古くに分岐したと推定された。また核遺伝子の制限酵素断片長多型分析によると樺太の個体群は、北海道と大陸の両方から移住してきた交雑集団である可能性も示唆された (Naitoh et al. 2005)。以上のことから私は、最終氷期最盛期にタイガが卓越してくるとバイカルトガリは南方に避難し、北海道南部の個体群とロシア沿海州～朝鮮半島の個体群に二分され、最寒冷期を過ぎると前者は北海道本島の北部から樺太南部に、後者はカムチャッカからフィンランドまで大陸の東から西および樺太まで一気に分布を広げていったと推測した (大館 2008)。一方、チビトガリネズミはアラスカ～東ユーラシアのグループと西ユーラシアのグループに二分され、さらに地理的に近いものから構成される合計4つの大きな系統群に分けられた (Ohdachi et al. 2001, 2012; 大館 2008)。そして北海道の個体群は樺太の個体群を含む系統群の一部分であり、この樺太～北海道系統はロシア沿海州の個体群と近縁であることが分かった。以上のように、チビトガリネズミはユーラシア大陸 (+アラスカ) において遺伝的分化が著しいことから、バイカルトガリよりユーラシア大陸全域に古くから分布していたことが示唆された。また北海道へは大陸から樺太を経て最終氷期の後半に移動してきたと思われた。一方、西ユーラシア (特にフィンランド) の個体群は比較的狭い地域内でも遺伝的多様性が高く、同じ捕獲地点の個体同士でもハプロタイプがかなり異なる例が散見された (Ohdachi et al. 2012)。その理由として、北西ヨーロッパは最終氷期最盛期には厚い大陸氷床で覆われていたため、チビトガリは東部や南部に避難し、そこで遺伝的な分化が起こり、氷床が後退した後に複数の避難場所 (refugia) から再移入してきた結果ではないか、と私は推測している (大館 2008)。

現在、以上のような比較的短い塩基配列に基づく分子系統学的手法は時代遅れとなっており、全ゲノム情報などの大きなデータを用いた系統解析を行い再分析する必要がある。特に北海道産バイカルトガリネズミ (エゾトガリネズミ) の進化史は日本列島の哺乳類相成立の過

程を論じるための重要な手がかりをもたらずと思われるので、是非とも研究を進めるべきである。

さて、分子系統学的な研究に引き続いて、より細かな生物地理学的な歴史推定をするために、マイクロサテライト遺伝子多型に基づく集団遺伝学的な分析をおこなった。この研究は北大環境科学院の内藤由香子さんの修士過程のテーマとして、オオアシトガリネズミとバイカルトガリネズミを対象とした (Naitoh and Ohdachi 2006)。それによると2種とも個体群の遺伝的類似性と地理的な位置関係の間には明瞭な対応はみられなかった。そして、2種共に北海道内のそれぞれの地域個体群は最近のボトルネックを経験していることが示唆された。つまり、トガリネズミの各地域の個体群は絶滅と再生を繰り返していることが示唆された (Naitoh and Ohdachi 2006; 大館 2008)。このようにマイクロサテライト多型の分析では生物地理学的なスケールでの変遷過程は追うことができなかったが、生態学的スケールでは、これら2種の個体群の維持にはメタポピュレーション理論 (Hanski and Gaggiotti 2004) で説明ができるのではないかという、興味深い結果が得られた (大館 2008)。

ところで分子系統に基づく生物地理学的な分布の推定は、現生の個体群に対して行われ、絶滅した個体群には対応できない。そこで古生物学的情報に基づく研究が不可欠になってくる。国立科学博物館には、本州より出土した中期更新世以降のトガリネズミ属 (*Sorex*) の化石が数多く保管されている。その標本ラベルを見るとほとんどが *Sorex shinto* つまりシントウトガリネズミと記載されていた。しかしその標本群には一見して大きさや形態の異なるものが混じっていた。そこで当時、北大低温研に外国人客員教授として招聘していた Nikolai E. Dokuchaev さん (ロシア・Institute of Biological Problem of North) と、主にこの標本群を用いて日本産トガリネズミ化石の再検討を行った (Dokuchaev et al. 2010)。この研究ではこれらの化石と北東アジアの現生種の頭骨や下顎の形態を比較した。その結果、中期更新世以降の本州には、小型種、中型種、大型種のトガリネズミが分布していたことがわかった。小型種はアズミトガリないしヒメトガリと推定された。大型種はオオアシトガリとタイガトガリネズミ (*Sorex isodon*) と推定された。タイガトガリは現在、ユーラシア大陸北部に広く分布し、韓国と樺太にも分布しているが本州と北海道には分布していない (Dolgov 1985: 原著では *S. sinalis*)。またオオアシトガリは北海道にはいるが本州には生息していない。一方、中型種であるシントウトガリとバイカルトガリは形態的に完全に分離することが難しく、個々の中型の化

石はどちらの種であるかは明瞭には判別できなかった。ただし化石をグループとして見るとバイカルトガリよりシントウトガリのグループに近かった。また北海道産バイカルトガリとシントウトガリは上顎第4小臼歯の形態を比較すると区別できることが分かっている(Dokuchaev et al. 1999)。これに基づくと本州最北端の尻屋岬からバイカルトガリと同定できる1個体がみつかった(Dokuchaev et al. 2010)。これにより、現在は本州には分布していないバイカルトガリは、中期更新世の本州最北部には存在していたことが示された。つまりシントウトガリとバイカルトガリの種分化は津軽海峡による分断によらない可能性が出てきた。それまで日本産トガリネズミ類やコウモリ類の化石の研究はほとんど行われていなかった(河村・河村 2023)ので、我々のこの研究は、地味だが価値のあるいぶし銀のようなものであると自賛している。このあたりを評価してもらったのだろう、この論文(Dokuchaev et al. 2010)には日本哺乳類学会の論文賞を与えてもらった。これはDokuchaevさんの粘着的な分析の成果である。今後は日本列島産のほかの小型哺乳類化石の精査も望まれる。

以上、これらの系統地理学・古生物学的研究成果を総合すると、日本列島のトガリネズミ群集の成立には環境変動と潜在的な競争者が関与していることが示唆された(大館 2005, 2008)。しかしまだ分析が不十分な面もあり、これからもより深く掘り下げた研究が望まれる。

人とともに移動するジネズミ類

住家性ネズミ類のように非意図的な人為移動の可能性のある動物はデータの解釈が複雑になることから、私は生物地理学的な研究をするにあたり、人為移動する可能性のあるジネズミ亜科(Vogel and Sofianidou 1996; Esselstyn and Oliveros 2010)は意図的に避けて、あえて人為的移動がほとんどないとされるトガリネズミ亜科を対象としてきた。しかし、やがて私は人間と動物の関係史(誌)に興味を持ちはじめたので、かえって人為移動する可能性のあるジネズミ亜科も魅力的な対象と思うようになった。そこで、人間の活動と動物の分布の変化の関係を調査するために、ジネズミ亜科の系統地理学的研究を開始した。研究対象として、日本列島に分布が限定されるニホンジネズミ(*Crociodura dsinezumi*) (例外は済州島)とアジア南部からアフリカ東部沿岸部までと広い分布域を示すジャコウネズミ(*Suncus murinus*)という2つの対称的な分布を示すジネズミ類を選んだ。

ニホンジネズミは、分布域全体からくまなく採集され

たサンプルを用いてミトコンドリアの遺伝子と核の遺伝子について研究を行った(Ohdachi et al. 2018)。このため自ら捕獲した標本だけではとても足りず、韓国や国内の多数の博物館や個人が採集した標本も用いて分析をおこなった。その結果、ミトコンドリアのハプロタイプは日本列島の東西で明確に二分されることが明らかになった。そして東北地方(ないし東日本)から北海道に、九州から韓国の済州島に、縄文時代以降(おそらく室町後期~近代)に非意図的に人為移入されたと推察された。この論文(Ohdachi et al. 2018)は日本哺乳類学会の論文賞に選んでいただいた。以上については(大館 2021)に詳しく解説しているのは是非、参照されたい。

一方、ジャコウネズミ(正確には*Suncus murinus-S. montanus* 種群)については、ミトコンドリアのチトクロム**b** 遺伝子の塩基配列に基づいた系統地理学的な研究をおこなった(Ohdachi et al. 2016, 2017)。ジャコウネズミの採集は共同研究者によるものも含めて、沖縄県、中国南部、台湾、東南アジア各国、スリランカ、パキスタン、イラン、イエメン、マダガスカル、ザンジバル(タンザニア)、コモロ、レユニオン(フランス海外県)と世界を半周するほど広大な地域で行った。またジャコウネズミは捕まらなかったがオマーンやエジプト、タンザニア本土にも採集にいった。とても手間暇がかかるジャコウネズミの採集は、国内外の数多くの方々の協力を得て実行され、彼らなしにはとても安全な採集旅行はできなかった。これら調査の遊獵譚はいつかどこかで披露したい。さて、この研究結果によると、ジャコウネズミは人間の交易活動に伴って遠距離でも移住を行うことが示された(大館 2021)。特にイラン南西部の個体ははるか遠くに離れたアフリカ東岸のザンジバル島の個体と同じハプロタイプを持っているという予想だにできなかった結果も得られた(Ohdachi et al. 2016, 2017)。また、インド洋西部域では島嶼によって、移住元の起源も異なるということもわかった。ジャコウネズミは海洋交易、移民あるいは農業などの人間活動に伴い、分布を東南アジア大陸部から東南アジア島嶼部、日本列島やインド洋島嶼など、インド亜大陸からアラビア半島やインド洋島嶼やアフリカ東岸まで拡大していったと推定された。

そしてジャコウネズミの分布拡大には、飛び石状の移住、繰り返される移入、異なる系統間での交雑など、複雑な過程を伴っていると推測された(大館 2021)。しかし細かな移動過程を推定するにはミトコンドリアの一部の遺伝子だけの情報では不十分で、ゲノムレベルでの分析が必要となる。そこでバイオインフォマティクスの新進気鋭の研究者である北大情報科学研究所の長田直樹さ

んや鈴木 仁さん（北大名誉教授）らとゲノムレベルも含めた研究を行った（Ohdachi et al. in press）. この論文ではさらに各系統グループ間の分岐年代についても推定した. 詳しい研究結果は論文が正式公表されるまで待ちたいが, 琉球列島と長崎（野外ではすでに絶滅していると思われるが実験動物として系統は存続している）の個体群は別起源であることがはっきりと示され, また与那国と台湾産の個体群の間には交雑の痕跡も見られるなど興味深いことが色々とわかった.

ジャコウネズミ（スンクス）は名古屋大を中心とするグループが実験動物化する過程で, 様々な基礎研究がなされてきた（織田ほか 1985, 2011）. そして名古屋大を中心とする研究チームが 1990～2004 年にかけて世界中から採集した 400 個体以上のジャコウネズミの標本を山縣高宏さん（名古屋大）から一括して私が譲り受けた（将来は北大植物園標本館に移管予定）. これらの貴重なサンプルを分析に含めればジャコウネズミの進化過程や移動過程がかなりわかると期待される. これらのサンプルも用いたゲノム情報等に基づく研究に関しては, 現在, 長田さんや私の指導院生の鳥巢捷斗さんらと共同でさらに研究を進めている.

日本産トガリネズミ科の分類

前述したように私は博士課程終了後にトガリネズミ類の系統地理学的な研究を開始したが, 研究当初, 日本のトガリネズミ科動物は系統・分類に諸説が入り乱れていた. そこで話は前後してしまいが, この章では日本産トガリネズミ類の系統・分類について私と共同研究者らが明らかにしてきたことを紹介する.

まずはシントウトガリネズミ（現在 *Sorex shinto* とされている種）とバイカルトガリネズミ（現在 *S. caecutiens* とされている種）との分類がはっきりしなかった（子安 1998）. 例えば, 北海道, 樺太（サハリン）, 本州, 四国のものを *S. shinto* とし大陸産のものを *S. caecutiens* とする見解（今泉 1960）がある一方, 以上の全てを *S. caecutiens* とする見解があった（Abe 1967）. また佐渡ヶ島にいるトガリネズミはサドトガリネズミという独立種（*S. sadonis*）とみなされていた（阿部ほか 1994）. さらに韓国の済州島にもトガリネズミが生息していることがわかり, それが *S. caecutiens* なのか *S. shinto* なのか分かっていなかった. これは外部形態や頭骨形態の関係がこれらの産地間で複雑に入り組んでおり, 2 種を明確に分ける形態的な違いがほとんどないためである（Dokuchaev et al. 1999 ; Ohdachi et al. 2003,

2005）. このような場合は遺伝情報による系統関係の解明が分類を明確にする手立てとなる. そのような経緯で我々はミトコンドリアのチトクロム *b* 遺伝子（Ohdachi et al. 1997, 2001, 2003, 2006）と核遺伝子の制限酵素断片長多型（Naitoh et al. 2005）に基づく系統分析を行った. それによると, バイカルトガリ（*S. caecutiens*）とシントウトガリ（*S. shinto*）は別種であり, 前者は東部～西部ユーラシア大陸, 朝鮮半島, 済州島, 樺太および北海道などに, 後者は本州, 四国と佐渡ヶ島に分布することがわかった. いずれにせよシントウトガリとバイカルトガリは近縁であり姉妹種の関係にある. ただし「トガリネズミの生物地理学的な研究」の章で述べたように北海道産のバイカルトガリ（エゾトガリネズミ）は, 樺太～ユーラシア大陸～済州島産の個体群とは遺伝的にかなり異なっている. しかし亜種として記載されたエゾトガリネズミ *S. caecutiens saevus*（原記載では *S. shinto saevus*）の基産地はサハリン（樺太）なので（Thomas 1907）, 北海道産の亜種名を *S. c. saevus* とするのは適当ではない. そのため, 語源的に北海道産の個体群に限定して和名をエゾトガリネズミと便宜上呼んでも構わないが, ラテン名は未確定であるということを目指しておきたい. バイカルトガリは北海道本島周辺の島嶼では国後島だけに分布している（Ohdachi et al. 2015）. この国後島のバイカルトガリネズミの亜種名として *S. c. longicaudatus* が記載されている（Okhotina 1993）. もし国後島と本島のものが遺伝的・形態的に区別がつかないのであれば, この亜種名が適当であろうが, 詳細な研究はなされていないので結論は出せない. また, 染色体レベルでは済州島の *S. caecutiens hallamontanus* は北海道の *S. caecutiens* よりも本州の *S. shinto shinto* に類似しているという結果（Oshida et al. 2005）が得られ, この結果と分子情報（Ohdachi et al. 1997, 2001, 2003, 2006 ; Naitoh et al. 2005）に基づく系統関係の間の齟齬についての解釈は難しい. 今後は *S. shinto-S. caecutiens* 種群の進化を明らかにするには, ゲノムレベルでこれらの遺伝的変異を照査していかなければならないだろう.

日本では北海道（国後島と嶮暮帰島を含む）にのみ分布しているチビトガリネズミ（*S. minutissimus*）は本州中部の高地に分布しているアズミトガリネズミ（*S. hosonoi*）と姉妹群である（Ohdachi et al. 1997, 2006）. 北海道のチビトガリネズミはトウキョウトガリネズミ（*S. m. hawkeri*）という亜種とされる場合がほとんどである（今泉 1960 ; Abe 1967 ; 阿部ほか 2005）が, 遺伝的には北海道産（国後島を含む）の個体群は樺太の個体群と非常に近いことが我々の研究で判明した（Ohdachi et

al. 2012). またトウキョウトガリネズミという亜種の和名は原記載の標本レベルの産地の読み違いに起因するので(阿部ほか1994), 私はこの和名はできるだけ避けてチビトガリネズミという名称を使うことにしている. ただしこの「トウキョウトガリネズミ」は鳥獣保護法などでの法律用語になっており, また一方で「チビ」というのは差別用語であるとの指摘もあり, なかなかしっくりする和名がないのが現状である.

ヒメトガリネズミ (*S. gracillimus*) については, かつてはヨーロッパに分布し類似した形態を持っている *S. minutus* の亜種と扱われていた(今泉1960; Abe 1967). しかしこれらは遺伝的に離れた別種であることが判明し, 北海道のものは *S. gracillimus* であることが明白になった(Ohdachi et al. 1997, 2006; 子安1998).

オオアシトガリは染色体型に基づくと, バイカルトガリ, シントウトガリ, チビトガリなどからなる核型グループ(真の42染色体グループ)に属すとされている(Zima et al. 1998). そしてオオアシトガリに最も近縁な種はユーラシア大陸(樺太や韓国北部も含む)に広く分布しているタイガトガリネズミ (*S. isodon*) である(Ohdachi et al. 1997, 2006). この2種はオオアシトガリが長い爪を持っていることなどにより外部形態によっても区別できるが(Dolgov 1985), 野外では誤同定しやすい. 私も樺太産の個体を誤同定してしまい(Ohdachi 1998), また韓国で採集した時(Han et al. 2000)も現場でタイガトガリをオオアシトガリと誤同定しそうだったほどである.

本州と九州に分布するトガリネズミ亜科のカワネズミ (*Chimarrogale platycephalus*) は, 系統的に台湾の *Ch. himalayica* とされるもの(Motokawa et al. 2006とYuan et al. 2013によれば新たな種名の付与が必要)に最も近縁で, ネパールやベトナムの *Ch. himalayica* とは少々異なることが明らかになった(Ohdachi et al. 2006). 日本列島に生息するカワネズミの系統地理学的研究については, 阿部 永さんと岩佐真宏さん(日本大学)らの緻密な研究があるので興味ある方はそちらを参照されたい(Iwasa and Abe 2006).

アジア産ジネズミ亜科の分類については本川雅治さん(京都大学)の一連の研究によってだいぶ整理されている(本川1998, 2018)のでここでは詳しくは述べない. 以下では私と共同研究者が日本産のジネズミ属(*Crocidura*)の系統・分類学について明らかにしたことを紹介する.

日本にはジネズミ亜科として, ジャコウネズミ (*Suncus murinus*), アジアコジネズミ (*C. shantungensis*), ニホン

ジネズミ (*C. dsinezumi*), ワタセジネズミ (*C. watasei*) とオリイジネズミ (*C. orii*) の5種が分布している(Ohdachi et al. 2015).

対馬とアジア大陸に分布しているアジアコジネズミはかつては *C. suaveolens* とされていた(例えば, 今泉1960; 阿部ほか1994; Motokawa et al. 2000). ところがチトクロム *b* 遺伝子配列に基づく分子系統によると, 対馬のトガリネズミはヨーロッパ産の“真”の *C. suaveolens* とは明らかに異なり, 対馬を含むアジア産のものは *C. shantungensis* とすべきことがわかった(Ohdachi et al. 2004, 2006).

日本固有種とされるニホンジネズミの近縁種は朝鮮半島などに分布するコウライジネズミ (*C. lasiura*) と台湾などに分布している *C. rapax* (原著では *C. kurodai*) である(Han et al. 2002; Ohdachi et al. 2004). また, かつては済州島に生息しているジネズミはアジアコジネズミなのかニホンジネズミなのか二説があり決定的なことはわかっていなかった(阿部ほか1994; 本川1998; Iwasa et al. 2001). それもそのはずである. 後に我々の調査により韓国の済州島にはニホンジネズミとアジアコジネズミの2種が共存していることが明らかになったのである(Iwasa et al. 2001; Ohdachi et al. 2018).

沖縄群島や奄美群島に分布しているワタセジネズミはかつて, アジアに分布している *C. horsfieldii* の亜種とされていた(阿部ほか1994; 本川1998). 分子系統に基づいた我々の研究でも, タイ産の *C. horsfieldii* と最も近いことがわかり(Ohdachi et al. 2006), このことからワタセジネズミは東南アジア方面に起源を持つのではないかと思われる. 一方, 奄美群島にのみ生息しているオリイジネズミの姉妹種は判明せず, ほかのどんな種とも系統的に離れていた(Ohdachi et al. 2006). このためオリイジネズミはアマミノクロウサギ (*Pentalagus furnessi*) のように古い起源を持っているのではないかと推察される(オリイジネズミの系統的位はDubey et al. 2008aも参照).

ジャコウネズミについては従来, 琉球列島に生息しているものはリュウキュウジャコウネズミ (*Suncus murinus riukiuanus*) という亜種とされていた. しかし「人とともに移動するジネズミ類」の章で述べたようにジャコウネズミは人間活動に伴って日本列島に移住してきたことが我々の研究でわかった. したがってこの亜種名は再検討せねばならない.

トガリネズミ科の分類と進化

この章はトガリネズミ類の分類や進化に興味ない読者には退屈かもしれない。聞き慣れない種名や分類名が頻出するかもしれないがご容赦願いたい。

トガリネズミ科内の亜科，族，属間の系統関係については様々な意見があり1990年代後半には合意に達していなかった。そこで分類体系をはっきりさせるために、トガリネズミ亜科を中心にできるだけ広い分類範囲からDNA分析用のサンプルを集めた。サンプルは自分で捕獲したものが中心であったが、手に入れるのが困難な海外のものは阿部 永さんが収集した北大農学部附属博物館（現北大植物園標本館）などの皮革標本からDNAを抽出して、ミトコンドリアのチトクロム *b* 遺伝子 402 bp の遺伝子配列を決定して系統関係を調べた (Ohdachi et al. 1997)。しかし分析した種数や配列長が短いことからさらなる分析が望まれた。そこで次のステップとして海外の博物館や研究者が所有している標本も加えて1,140 bp のチトクロム *b* 遺伝子配列に基づいて、トガリネズミ亜科内の族，属，亜属間の系統関係を明らかにした (Ohdachi et al. 2006)。系統樹の推定は、最尤法の開発などで分子系統学の分野で世界的に活躍されていた長谷川政美さん（現統計数理研究所名誉教授）と解析を進めた。その結果、属レベルでは従来の分類と矛盾がない系統樹が得られた。また新大陸にいる *Blarina* 属 / *Cryptotis* 属と東アジアにいる *Blarinella* 属は単系統の *Blarinini* 族に、ユーラシア大陸に生息する *Nectogale*, *Chimarrogale*, *Neomys*, *Chodsigoa*, *Soriculus* および *Episoriculus* 属は単系統の *Nectogalini* 族（原著では *Neomyini*）に属することが明らかになった (Ohdachi et al. 2006)。このうち半水棲の *Nectogale* 属と *Chimarrogale* 属は単系統群を形成することが示されたが、これらの2属と半水棲の *Neomys* 属とを含むクレードの内部に陸上活動性の *Soriculus* 属と *Episoriculus* 属のいくつかの種が位置することが示された。つまり半水棲種の単系統性は支持されず、*Nectogalini* 族内で水棲適応が独立に少なくとも2回起こっている可能性が示唆された (Ohdachi et al. 2006)。しかし、*Nectogalini* 族内での水棲適応の進化回数については最終的な結論はでない。今後のゲノムレベルでの解析が望まれる。

以上のトガリネズミ科についての系統学的研究は、当時トガリネズミ研究の第一人者であったスイス・Université de Lausanne の Peter Vogel さん（故人）に評価していただき、彼と彼の大学院生であった Sylvain Dubey さんとトガリネズミ科の系統進化についてさらに

掘り下げた研究をすることになった。今回はミトコンドリアだけでなく核の遺伝子も用いてトガリネズミ科全体の系統樹を推定した (Dubey et al. 2007)。さらに分岐年代も推定しトガリネズミ科のユーラシア大陸、北米大陸、アフリカ大陸間の進化的移動過程を推測した。それによると、トガリネズミ科はユーラシア大陸に起源し、そこでトガリネズミ亜科とジネズミ亜科/モリジャコウネズミ亜科の共通祖先が二分岐し、後者から1,650万年前にモリジャコウネズミ亜科の祖先がアフリカ大陸に渡っていった。その後、ジネズミ亜科の一部も1,100万年前にアフリカに移住した。またユーラシア大陸からは1,400万年前に新世界 *Sorex* 属 (*Otisorex* 亜属) の祖先、および *Notiosorex* 属 / *Megasorex* 属の祖先がそれぞれベリンジア (Beringia) を通じて北米大陸に移住していった。1,200万年前には北米大陸の *Blarina* 属 / *Cryptotis* 属の祖先もユーラシア東部で *Blarinella* 属との共通祖先から分かれて北米大陸に渡っていったと推定された。最後にユーラシア産 *Crocidura* 属から800万年前に、アフリカ産 *Crocidura* 属の祖先が別れてアフリカに移住した。我々はこのように、大きな時空スケールでのトガリネズミ科の進化史を推定した。

またこの研究では、*Suncus* 属は多系統であることも明らかになった (Dubey et al. 2007)。つまりアフリカ産の *Suncus* 属 (*Su. varilla* と *Su. remyi*) はアフリカ産の *Sylvisorex* 属と単系統群をつくり、ユーラシア産のジャコウネズミと *Su. dayi* のグループ、そしてコビトジャコウネズミ (*Su. etruscus*) とはそれぞれ系統的に異なるものであることがわかった。これにより *Suncus* 属の属名については再検討が必要であることがはっきりと示された。

以上の我々の研究によりトガリネズミ科動物の進化過程についての研究は一件落着と思われたが、そこに落とし罠があった。結論からいうと前章で述べたトガリネズミ亜科の進化過程の推定はほぼ正しいと思われるが、ジネズミ亜科/モリジャコウネズミ亜科の移動の歴史推定には詳細な再分析が必要であった。というのも、Dubey et al. (2007) ではアフリカ産のジネズミ亜科については少ない種しか調べていなかったのだから、化石情報だけから推定した進化過程と大きな齟齬が生じていた。

そこで Dubey さんと Vogel さんらは、彼ら独自にジネズミ亜科を中心とするトガリネズミ科の進化過程の分析をさらに進めた (Dubey et al. 2008a, b)。彼らはミトコンドリアと核の遺伝子配列を分析したが、その結果によるとやはり *Suncus* 属は3つの独立した系統からなる多系統であることが再確認された (Dubey et al. 2008a)。つまり (1) ユーラシア産のコビトジャコウネズミ、(2) ユー

ロシア産のジャコウネズミや *Su. stoliczkanus*, *Su. dayi* などのグループ, (3) アフリカ産の *Su. varilla*, *Su. remyi* や *Su. megalura* などのグループである. 特に, 最後のアフリカ産のグループでは, 系統樹内部に *Sylvisorex* 属の種が含まれアフリカ *Suncus* 属は側系統ないし多系統となった. このように *Suncus* 属については属名の整理が必要である. ジネズミ属 (*Crocidura*) については Dubey et al. (2008a) でも単系統ではあることが強く支持され, (1) 主に東部ユーラシア産の種からなるグループ, (2) 主にアフリカとヨーロッパ地中海沿岸産からなるグループ, (3) アフリカ, インドネシア, 地中海沿岸産からなるグループ, に3分されることが分かった. この系統樹に基づき Dubey et al. (2008a) はジネズミ亜科ではユーラシア大陸とアフリカ大陸で複雑な相互往来を何回もして進化してきたという説を唱えたが, 文章での解説は複雑すぎるので, ここでは詳細は説明しない. 興味ある人は原著を参照願いたい.

さらに Dubey et al. (2008a) の発表後に新井 智さん(国立感染症研究所) は, Dubey et al. (2008a) の複雑なユーラシア-アフリカ相互往來說をトガリネズミ科動物などに感染するハンタウイルスの系統樹からも支持されるとした (Arai et al. 2012; 新井 2015). しかし, 私は彼らのジネズミ亜科について推定した系統樹 (Dubey et al. 2008a; Arai et al. 2012) を見ると, より節約的な移動仮説が提唱できると思っている.

私の説はこうである. ジネズミ亜科/モリジャコウネズミ亜科の共通祖先がユーラシアでトガリネズミ亜科と分岐した後はアフリカ大陸に移動し, そこから少なくとも8回独立してユーラシア大陸に渡ったと推定する. モリジャコウネズミ亜科とジネズミ亜科のアフリカ *Suncus* 属/*Sylvisorex* 属の両者は系統樹の外縁部に位置しているが, どちらもアフリカに産していることから, アフリカ大陸がジネズミ亜科のコアエリアと考えるのが自然であろう. ジネズミ属 (*Crocidura*) についても起源はアフリカ大陸であると私は推察している. そしてアフリカ大陸から, (1) コビトジャコウネズミ, (2) ジャコウネズミや *Su. stoliczkanus*, *Su. dayi* などのグループ, (3) ニホンジネズミや *Crocidura fuliginosa*, *C. suaveolens*, *C. shantungensis*, オリイジネズミなど主にユーラシア産の *Crocidura* 属と *Diplomesodon* 属からなるグループ, (4) インドネシアの *C. musseri* や *C. lea* などのグループ, (5) 北アフリカ〜ヨーロッパの地中海沿岸部や島嶼に分布する *C. russula* や *C. ichnuasae* などのグループ, (6) ギリシャのクレタ島の *C. zimmermanni*, (7) 地中海のシシリー島やマルタ島の *C. sicula*, (8) パレスチナ, イランから西

ヨーロッパまで広く分布している *C. leucodon*, の少なくとも8グループの祖先が時期を違えてアフリカからユーラシア側に渡ったとすれば複雑な大陸間の相互移動を考えずとも単純に説明がつく. これはヒト属 (*Homo*) のいくつかのグループが独立して何度か出アフリカをしてユーラシアに分布を広げていったという説に比肩されるかもしれない. そして「人とともに移動するジネズミ類」の章で述べたようにジャコウネズミはアジア起源であるが, 地史的にみてごく最近に人為的にアフリカ東岸沿岸にも分布を広げた. この例はユーラシアからアフリカへの移動である. このようにジネズミ亜科の動物は人間の移動に伴って移動するほどストレスに強いことから, 自然状態でも津波や大洪水が発生した時に流木や浮島などに乗って, 海を渡って分布を広げることも可能だと思われる. いずれにせよジネズミ亜科はトガリネズミ亜科とは違って, かなり込み入った大陸間移動をして進化してきたと言える.

さて, ここで話題をトガリネズミ類の適応放散に変えよう. 推定されたトガリネズミ科の系統樹 (Ohdachi et al. 2006; Dubey et al. 2007) に, トガリネズミ類の生態型 (阿部 1983, 1985) と形態的特徴を当てはめて比較した (大館 2011). ここでトガリネズミ科の共通祖先は地表活動性であったと仮定する (おそらく正しい). するとトガリネズミ科というコンパクトにまとまった系統群の中で, 半地下棲, 半水棲, 乾燥地棲, 超小型といった生態・形態型がそれぞれ独立して複数回以上進化していることが明瞭に示された. このようにトガリネズミ科は種数が多く, 多様な生態・形態をしているものを含んでいるので, 種分化と生態の相互作用について研究するのに都合のよい分類群 (=系統群) である. 今後はより多くの研究者がトガリネズミ類に注目して, 適応放散や進化と生態の関係について取り組んでくれることを切に願いたい.

真無盲腸目の進化

真無盲腸目はローラシア獣類 (食肉類, 奇蹄類, 偶蹄類, クジラ類, コウモリ類, センザンコウを含む系統群) の中で最初に分岐した分類群である (長谷川 2020, 2023). 現生の真無盲腸目にはトガリネズミ科, ハリネズミ科, モグラ科, ソレノドン科の4つがあるが, その4つの科やほかの目との間の系統的關係は諸説紛々でよくわかっていなかった (子安 2011). その理由の一つは真無盲腸類や初期の真獣類は祖先的な形態を持つため形態による系統關係の推定が困難なためである (西岡ほか

2020). これを解決する手立ての一つとして現生種の DNA に基づいた系統解析があるが、ソレノドン科の新鮮な DNA 分析用サンプルがなかなか手に入らず分析は進んでいなかった。

ソレノドン科にはカリブ海のキューバ島のキューバソレノドン (*Solenodon cubanus*) と東隣のイスパニョーラ島のイスパニョーラソレノドン (*Sd. paradoxus*) の2種しか現存していない。しかもキューバソレノドンは1970年代に絶滅したと言われたほど生息数は少ない。しかしサンプルを手に入れないことには研究は進まない。そこで、とにかく自分で捕りに行こうと決心した。そこで、かつて「与那国の幻のモグラ探しプロジェクト」を私とともに行った在日キューバ人研究者であるラザロ・エチエニケ=ディアス (Lazaro M. Echenique-Diaz) さん (現山形大学) およびソレノドンの毒に興味のあった北将樹さん (現名古屋大) らに共同研究を提案し、キューバソレノドンの捕獲に挑戦することになった。ソレノドンのハビタットや生態は断片的知識しかなく、また効果的捕獲法は知られておらず、まさに博打のような調査であった。そしてキューバのアレハンドロ・デ・フンボルト国立公園の Gerardo Begué-Quiala さんらキューバ環境省スタッフの全面協力により、罠の種類や設置場所を試行錯誤し、2012年春に一挙に7頭の生体を捕獲するという奇跡的成果が得られた (大館ほか 2013b, 2018)。そしてこれらの個体から組織の一部を無事採取することができた。これはラザロさんおよびフンボルト国立公園の現場スタッフの努力の賜物である。そして2013年には2頭 (+1頭の再捕獲)、2016年に1頭 (ラザロ・エチエニケ=ディアス, 私信) をさらに捕獲することができた。またソレノドンから採取した唾液については北さんらが分析したが、いかにせん量が少なく保存状況もあまり良くなかったのではなかなか分析は進んでいない (北 2020)。

ソレノドンはその特異な外部形態のためか白亜紀には恐竜と共存していたという説がしばしば唱えられていたが、私は非常に懐疑的であった。では系統分析とともに分岐年代も推定してこれに一石投じてやろうということで、佐藤 淳さん (福山大学) に共同研究に参加していただいて、キューバソレノドンを含む真無盲腸目の4科の系統解析を進めることになった。2012年に採取したサンプルを用いて4,602 bp の核の遺伝子の塩基配列を用いた分析をしたところ、真無盲腸目の中で一番外側にソレノドン科が位置し、その次にモグラ科がきて、一番内側にトガリネズミ科とハリネズミ科がくるトポロジーが得られた (Sato et al. 2016)。しかしこの分岐順序は統計

的には有意ではなく、ほぼ同時に4つの科が分岐したことが判明した。その分岐時代を推定すると約5,900万年前となり、恐竜が絶滅したとされる6,500万年前 (K-Pg境界) より後に分岐したとことになり、ソレノドン-恐竜共存説を否定する結果となった (Sato et al. 2016)。さらにキューバソレノドンとイスパニョーラソレノドンの分岐年代はキューバ島とイスパニョーラ島が地理的に分離するより前の2,500万年前と推定されていたが (Roca et al. 2004)、我々の研究により、それよりもはるか後の400~500万年前に分岐したと推定された。つまり2つの島の分離後にイスパニョーラ島から浮島や流木に乗って海を超えてキューバ島に流れ着いたことによってキューバソレノドンが分岐したと考えられた。これも驚くべき結果であった。ところが我々の説に対して、あくまでソレノドンはK-Pg境界よりも前から存在したと主張していた研究者から猛烈な反論があり、我々のデータを用いて別の進化速度に基づいた分岐年代推定すると、K-Pg境界よりも以前に分岐した、とする発表があった (Springer et al. 2018)。そこで我々はさらに多くの遺伝子配列に基づいた精度の高い分析をすることにし、当時は一般の研究者が使うには少々ハードルが高かった次世代シーケンサーを用いた分析を行うことになった。今度はゲノム内に散在する93,050 bp の超保存的エレメント381座のDNA塩基配列を決定し、真無盲腸目に適合する進化速度を使って分岐年代を検討した結果、やはり恐竜絶滅後の5,800~6,070万年前に真無盲腸目の4つの科が分岐したと推定された (Sato et al. 2019)。ただしこの年代推定と化石による分岐年代のキャリブレーションにより、これよりも古い時代に分岐と推定することも可能であり絶対的な結果ではない。今後の論議の展開は適当な化石の発掘とその年代推定を待つしかないが、これだけ緻密に条件を検討したので、我々の結論は正しいと信じている。いずれにせよ真無盲腸目の現生の4科は地質学的にはほぼ同時に分岐が起こったことは間違いない。この一連の研究を通じて、世界の研究者と反論の応酬で自説を展開していくということに学術的な興奮を覚えた。これは佐藤 淳さんの努力のおかげである。

ただ残念なことにキューバソレノドンの調査は諸々の事情により現在中断している。2019年にはドミニカ共和国においてイスパニョーラソレノドンに関する予備調査をおこない、こちらでは調査しやすいことがわかったが、予算やCOVID-19の影響でそれ以降はソレノドン類の研究は進められていない。

トガリネズミの天然物化学についての共同研究

トガリネズミが毒を持つのではないかとかなり以前から多くの研究者が唱えていたが、科学的には証明されていなかった。トガリネズミ類の毒については私も半信半疑であったが、1998年頃、名古屋大学の上村大輔さん（故人）と末永聖武さん（現慶応大学）からトガリネズミの毒についての共同研究の誘いを受け、開始した。しかし分析を始めると北海道のトガリネズミではあまり芳しくない結果しか得られなかった。やがて末永さんが異動され、まだ学位を取得していない若い北 将樹さんが助手として赴任し（現在は教授）トガリネズミ毒の共同研究を引き継いだ。私は *Sorex* 属よりもアメリカ北東部に生息するブラリナトガリネズミ (*Blarina brevicauda*) のほうが毒を持つ可能性が高いと踏んでそれをメインの対象種とすることを提案し、受け入れられた。私は一学期だけミシガン大学 (the University of Michigan) の博士課程に大学院生として所属していたことがあり、その時の教員の一人でミシガン大自然史博物館の Phil Myers さん（コウモリの研究者）にサポートを頼んでミシガン州で3年間にわたり捕獲を行った。この時のサンプルを用いて毒の研究が北さんによって実行された。

その結果、ブラリナトガリネズミの顎下腺から分子量約 35 kDa のセリンプロテアーゼ活性を持つタンパク毒の単離に成功し、ブラリナトキシン Blarinatoxin (BLTX) と命名した (Kita et al. 2004)。これはマウスに対しての致死性のある神経性の毒（麻痺、痙攣、血圧降下などの作用）で、世界に先駆けて哺乳類から特定された毒であった。興味深いことにこの毒は哺乳類唾液中に普通に含まれるセリンプロテアーゼと相同性があり、またドクトカゲ (*Heloderma* sp.) の持つ毒の構造にも類似しているということが判明した。さらにブラリナトガリネズミには BLTX より低分子の毒を持ち、それはミールワームなどの小型無脊椎動物を即時に麻痺させる作用があることがわかり、それらは Blarina Paralytic Peptides (BPPs) と命名された (Yano et al. 2023)。そして、これらの物質はなんとムカデ類の毒に類似していることもわかった。このようにブラリナトガリネズミは用途に合わせたいくつかの毒物質を有していると考えられた。そして動物の持つ毒物質は分類群に横断的で普遍的なタンパク質から独立に進化して獲得されたことが示唆された。現在は日本産のトガリネズミ属 (*Sorex*) も昆虫の忌避物質や麻痺性の物質を持っているのではないかと北さんらと共同研究を続けている。私自身はトガリネズミの毒の生態学的意義などについて興味があり研究を始めたいところであ

る。興味ある方がいたらご連絡願いたい。

さらには、トガリネズミ類（トガリネズミ科）は特異な匂いを持つことも知られているが、この化学的構造や生理活性についての共同研究も北さんらと進めている。このようにまったく分野の異なる研究者と20年以上にわたり共同研究を続けており、このことは私にはとても刺激になっており、また楽しい共同作業である。

真無盲腸類とウイルスの共進化の共同研究

真無盲腸類などとそれに寄生するウイルスとの共進化についての共同研究についても紹介しよう。初めに、新井 智さん（国立感染症研究所）と Richard Yanagihara（アメリカ・the University of Hawaii）さんらとのハンタウイルス (hantavirus) と宿主の共進化の研究を簡単に紹介する。ハンタウイルスは人間に感染すると致死的な病原体となりうるが、ほかの哺乳類では致死的なものは少ないとされている。新井さんとは共に、日本国内やベトナムやミャンマーなどでネズミ類、トガリネズミ、コウモリ類などを採集にでかけた。またさらに私や彼ら独自に採集したサンプルも用いて新井さんは精力的にハンタウイルスの検出作業を行った (Arai et al. 2008, 2012, 2013, 2016; Yanagihara et al. 2014; Kikuchi et al. 2020)。ハンタウイルスは大きく新大陸のグループと旧大陸のグループに二分される。そして後者のグループではハンタウイルスの宿主はネズミ科、トガリネズミ科、モグラ科と翼手目である。トガリネズミ科に感染するグループはいくつかのクラスターに分かれ、モグラ科に感染するハンタウイルスは主としてトガリネズミ科や小型翼手類に感染するグループの中に散在している。このためモグラ科のハンタウイルスは、トガリネズミ科や小型翼手類から寄生転換したと推察された (新井 2015)。宿主側の視点からみるとどのようにしてモグラとトガリネズミ・コウモリが接触してウイルスが感染したかは興味深く、感染経路過程についての今後の研究の展開に注目された。

また2023年度からは北大人獣共通感染症国際共同研究所の松野啓太さんや尾針由真さんらと、主にトガリネズミ類などの小型哺乳類とヘニパウイルス (henipah virus) との共進化についての共同研究もスタートした。これについてはまだ始まったばかりであるが、この一年だけでも頻繁にトガリネズミ類・ネズミ類などを一緒に採集に行っている。今後の研究成果を待ちたい。

一般に、このような寄主と寄生物の共同研究は、研究者同士でまさに片利共生的な関係になりがちである。

しかし異なったバックグラウンドを持つ研究者と一緒に作業することに私は研究上の意義を感じている。私はマクロ生物学的な視点から宿主と寄生物との共進化（大館ほか 2013a）の進化的解釈などについて彼らと共に考えて行きたいと思っている。

このほかの現在進行中の研究

現在、私は以上で紹介したほかにも研究プロジェクトを進めているが、そのうちのいくつかを紹介しよう。オオアシトガリネズミの越冬オスは頭胴長の2/3にも及ぶ長大な陰茎を持っている（Ohdachi et al. 2009）。おそらく相対的陰茎長は哺乳類の中では最大級ではないかと思ひ、学生時代から興味深く思っていた。そこで四半世紀以上におよび、世界中でトガリネズミ科動物を採集するたびに陰茎サイズを計測し続けてきた。次第にデータも集まってきたので、北大環境科学院で指導をしていた李瀟園さんに修士課程の課題としてトガリネズミ類の陰茎サイズの進化についての分析を行ってもらった。彼女が修士論文を提出後、その結果をさらに深く掘り下げるために環境科学院の小泉逸郎さんと大久保祐作さん（現岡山大学）、Boris Sheftelさん（ロシア・Severtsov Institute of Ecology and Evolution）らと分析をさらに進めている。この研究成果については、数年以内に論文化するのを期待していただきたい。

また札幌市円山動物園（小林木野実、飯島なつみ、松本直也さんら担当）、野生動物生息域外保全センター（本田直也代表）、東海大生物学部の河合久仁子研究室と北海道産トガリネズミ類の飼育下における繁殖の研究を、そして鳥取大学の佐藤陽子さん（元東海大）らとトガリネズミ類の精子形成のメカニズムの共同研究も進めている。円山動物園との共同研究では、完全飼育下のヒメトガリネズミで繁殖に成功した。また2022年度からは、捕獲と飼育が難しいとされ研究者がなかなか手をつけてこなかった北海道産のキタナキウサギ（*Ochotona hyperborea*）の飼育下における繁殖などの研究を生息域外保全センターの本田さんや東海大の河合さん、環境科学院の大学院生である崎山智樹さんらと開始した。トガリネズミやナキウサギは捕獲や野外での観察やサンプリングが困難で、飼育下でないとは分からないことが多々あり、飼育下での研究が不可欠である。そのためには学術サイドと飼育のプロによる相利的で綿密なコラボレーションが必要である。これらのプロジェクトの研究成果は今後の展開に期待されたい。

またトガリネズミを飼育下で観察していると、暗闇で

も迷いもせず一直線に目標に向かって走ることが確認される。そして可聴音である音声も頻繁に発している。そのためトガリネズミもコウモリやイルカのように反響定位をするのではないかという疑問が湧き、そのことを科学的に解明したいと思っていた。そして当時東北大の大学院生であったLida Sanchezさん（現カナダ・Université Laval）らとの共同研究を行った。その結果、オオアシトガリネズミは超音波域を含む音声の反響を利用し、echo-locationまで精密ではないがある程度の定位をするecho-orientationを行っていることが示唆された（Sanchez et al. 2019）。しかし、これはまだ完全に証明はされておらずまたほかの種でも確かめていない。そこで東海大の河合研究室と北海道産トガリネズミ類の音響利用システムについての共同研究を行っている。まだまとまった研究成果は得られていないが、半地下性のオオアシトガリと地表活動性のヒメトガリやチビトガリネズミでは別の音声パターンを発していることまではわかった。これについても音響定位だけでなく、種内、種間コミュニケーションも含めて音声解析についても推進して行きたい。

終着点なき旅路

生態学や進化学の研究では理論構築と仮説検証型の実験が欠かせない。しかし、ともすれば基礎情報がわかり扱いやすい対象の研究ばかり行われ、本来解明すべき地球規模に渡る多くの生物種の生活パターンの知見の収集が軽視される傾向にある。私は生態学を基盤としたマクロ生物学を専攻したが、研究は、データを取りやすい対象でテーマ優先のアプローチで進めるのではなく、研究対象に関する多様な情報を集める対象優先のアプローチで進めることにした。そのため、意図的に研究が行われていないトガリネズミ類を研究対象に選んだ。このような研究方法では生態学や進化学の主流から取り残される可能性があったが、将来的にはこのような基礎的なデータ集積が生態学の発展に貢献すると信じ、土臭くて古臭い研究に愚直にも取り組んできた。このような研究対象では多くの情報は、自分で調べて得るしかない。そしてある分野の情報収集は自分では手に負えないと思っても諦めてはいけない。その分野の専門家と共同研究を行えば、広い学問領域をカバーできるのである。現在、私がトガリネズミ類の研究を始めて35年以上が経過し、数多くの共同研究者との成果を含めて生態や進化に関する知識が蓄積され、種分化や多種共存のメカニズムなど生態学や進化学の一般的なテーマにも適用できる状況が構築さ

れつつある。しかし、ある事柄が分かったと思うのもつかの間、ふつふつと新たな課題、疑問点が湧いてくるのである。

人はパンのみにて生きるにあらず。役に立つ研究かどうかという価値基準だけではなく、未知の事象を研究することにサイエンティストの存在意義がある。そして分かっていないことが分かったのならば、それは自分で調べていく。この繰り返しのいつ果てるとも分からない終わりのない探求活動、それがサイエンティストとしての責務なのである。

謝 辞

まずは私を日本哺乳類学会賞の候補に推薦していただいた鈴木 仁さんに感謝します。研究のアウトリーチ活動が苦手な私の一連の地味な研究成果は、鈴木さんの推薦がなければ審査員の方々の評価の対象にならなかったであろう。そして私が今まで研究を続けてこられたのは数多くの国内外の共同研究者のおかげである。論文発表された個々のプロジェクトについては共著者と謝辞で個人名を特定できるが、それ以外にも、私の研究活動に対して数えきれない方々からのサポートがあった。特に海外での研究活動には世界中の数多くの人々にお世話になった。膨大な人数のためすべての個人名を上げることができないが、感謝してもしつづけない。個人名としては、この道に入るきっかけをつくっていただいた高橋守さんと、哺乳類学研究のプロとして自らをお手本としていただいた阿部 永さんのお名前を挙げさせていただきたい。さらにフィールドワークなどで家を空けることが多く、いろいろと不都合があったであろう家族にも感謝したい。

原稿については北 将樹、本川雅治、河合久仁子、佐藤 淳の各氏には粗稿の一部をチェックしていただいた。感謝申し上げる。

引用文献

- Abe, H. 1967. Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia) I. Studies on variation and classification. The Journal of Faculty of Agriculture, Hokkaido University 55: 191–269.
- Abe, H. 1968. Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia) II. Biological aspects. The Journal of Faculty of Agriculture, Hokkaido University 55: 429–458.
- 阿部 永. 1983. トガリネズミ科動物の分布と分化. 哺乳類科学 46: 46–57.
- 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. 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 (織田銃一・鬼頭純三・太田克明・磯村源蔵, 編), pp. 20–37. 学会出版センター, 東京.
- 阿部 永・青井俊樹・坪田俊男・間野 勉・園山 慶・矢部恒晶・大館智志・占部千恵子・安江 健・寺内方克・戸塚裕子. 1987. 野生動物分布等実態調査報告書—ヒグマ生態報告書. 北海道生活環境部自然保護課, 札幌, 75 pp.
- 阿部 永・石井信夫・伊東徹魯・金子之史・前田喜四雄・三浦慎吾・米田政明. 1994. 日本の哺乳類. 東海大学出版会, 東京, 195 pp.
- 阿部 永・石井信夫・伊東徹魯・金子之史・前田喜四雄・三浦慎吾・米田政明. 2005. 日本の哺乳類 改訂版. 東海大学出版会, 東京, 206 pp.
- 新井 智. 2015. 野生動物 - ウイルス共進化—宿主との遙かなる旅路の果て. 生物の科学 遺伝 4: 310–317.
- Arai, S., Gu, S. H., Baek, L. J., Tabara, K., Bennett, S. N., Oh, H. S., Takada, N., Kang, H. J., Tanaka-Taya, K., Morikawa, S., Okabe, N., Yanagihara, R. and Song, J. W. 2012. Divergent ancestral lineages of newfound hantaviruses harbored by phylogenetically related crocidurine shrew species in Korea. Virology 424: 99–105.
- Arai, S., Kang, H. J., Gu, S. H., Ohdachi, S. D., Cook, J. A., Yashina, L. N., Tanaka-Taya, K., Abramov, S. A., Morikawa, S., Okabe, N., Oishi, K. and Yanagihara, R. 2016. Genetic diversity of artybash virus in the Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*). Vector-Borne and Zoonotic Diseases 16: 468–475.
- Arai, S., Nguyen, S. T., Boldgiv, B., Fukui, D., Araki, K., Dang, C. N., Ohdachi, S. D., Nguyen, N. X., Pham, T. D., Boldbaatar, B., Satoh, H., Yoshikawa, Y., Morikawa, S., Tanaka-Taya, K., Yanagihara, R. and Oishi, K. 2013. Novel bat-borne hantavirus, Vietnam. Emerging Infectious Diseases 19: 1159–1161.
- Arai, S., Ohdachi, S. D., Asakawa, M., Kang, H. J., Mocz, G., Arikawa, J., Okabe, N. and Yanagihara, R. 2008. Molecular phylogeny of a newfound hantavirus in the Japanese shrew mole (*Urotrichus talpoides*). Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 105: 16292–16301.
- Brooks, D. R. and McLennan, D. A. 1991. Phylogeny, Ecology, and Behavior. A Research Program in Comparative Biology. The University of Chicago Press, Chicago, 434 pp.
- Brooks, D. R. and McLennan, D. 1993. Historical ecology: examining phylogenetic components of community evolution. In (D. Schluter and R. E. Ricklefs, eds.) Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives, pp. 267–280. The University of Chicago Press, Chicago.
- Burgin, C. J., Wilson, D. E., Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Lacher, T. E. and Sechrest, W. 2020. Illustrated Checklist of the Mammals of the World. Lynx Edicions, Cerdanyola del Vallès, 1166 pp.
- Churchfield, S. 1990. The Natural History of Shrews. A & C Black Ltd., London, 178 pp.
- Dokuchaev, N. E., Kohno, N. and Ohdachi, S. D. 2010. Reexamination of fossil shrews (*Sorex* spp.) from the Middle Pleistocene of Honshu Island, Japan. Mammal Study 35: 157–168.
- Dokuchaev, N. E., Ohdachi, S. and Abe, H. 1999. Morphometric status of shrews of the *Sorex caecutiens/shinto* group in Japan.

- Mammal Study 24: 67–78.
- Dolgov, V. A. 1985. Shrews of the Old World. Moscow State University Press, Moscow, 221 pp. (in Russian).
- 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.
- Dubey, S., Salamin, N., Ruedi, M., Barrière, P., Colyn, M. and Vogel, P. 2008a. Biogeographic origin and radiation of the Old World crocidurine shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 953–963.
- Dubey, S., Koyasu, K., Parapanov, R., Ribi, M., Hutterer, R. and Vogel, P. 2008b. Molecular phylogenetics reveals Messinian, Pliocene, and Pleistocene colonizations of islands by North African shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 877–882.
- Esselstyn, J. A. and Oliveros, C. H. 2010. Colonization of the Philippines from Taiwan: a multi-locus test of the biogeographic and phylogenetic relationships of isolated populations of shrews. *Journal of Biogeography* 37: 1504–1514.
- Han, S. H., Iwasa, M. A., Ohdachi, S. D., Oh, H. S., Suzuki, H., Tsuchiya, K. and Abe, H. 2002. Molecular phylogeny of *Crociodura* shrews in northeastern Asia: a special reference to specimens on Cheju Island, South Korea. *Acta Theriologica* 47: 369–379.
- Han, S. H., Ohdachi, S. and Abe, H. 2000. New records of two *Sorex* species (Soricidae) from South Korea. *Mammal Study* 25: 141–144.
- Hanski, I. and Gaggiotti, O. E. 2004. *Ecology, Genetics, and Evolution of Mepapopulations*. Elsevier Academic Press, Burlington, 696 pp.
- 長谷川政美. 2020. 分子情報に基づいた真獣類の系統と進化. *哺乳類科学* 60: 269–278.
- 長谷川政美. 2023. 現代の哺乳類像. 日本の哺乳類学. 百年のあゆみ (日本哺乳類学会歴史・あゆみ委員会, 編) pp. 115–124. 文永堂出版, 東京.
- 今泉吉典. 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 保育社, 196 pp.
- Inoue, T. 1988. Territory establishment of young big-clawed shrew, *Sorex unguiculatus* (Dobson) (Insectivora, Soricidae). *Researches on Population Ecology* 30: 83–93.
- Inoue, T. 1991. Sex difference in spatial distribution of the big-clawed shrew *Sorex unguiculatus*. *Acta Theriologica* 36: 229–237.
- Inoue, T. and Maekawa, K. 1990. Difference in diets between two species of soricine shrews, *Sorex unguiculatus* and *S. caecutiens*. *Acta Theriologica* 35: 253–260.
- Iwasa, M. A. and Abe, H. 2006. Colonisation history of the Japanese water shrew *Chimarrogale platycephala*, in the Japanese Islands. *Acta Theriologica* 51: 29–38.
- Iwasa, M. A., Ohdachi, S., Han, S. H., Oh, H. S., Abe, H. and Suzuki, H. 2001. Karyotype and RFLP of the nuclear rDNA of *Crociodura* sp. on Cheju Island, South Korea (Mammalia, Insectivora). *Mammalia* 65: 451–459.
- 嶋田重裕・新井孝喜・大館智志・梅林秀明・水島一正. 1985. アズマモグラの繁殖活動と食性. *動物と自然* 15: 22–24.
- 河原 淳. 2005. 北海道厚岸郡浜中町におけるトウキョウトガリネズミ *Sorex minutissimus hawkeri* について (2). *森林野生動物研究会誌* 31: 19–24.
- 河原 淳. 2013. チビトガリネズミ *Sorex minutissimus* の生態学的研究. 酪農学園大学博士学位論文, 江別市, 154 pp.
- 河村 愛・河村善也. 2023. 哺乳類化石の研究史. 日本の哺乳類学. 百年のあゆみ (日本哺乳類学会歴史・あゆみ委員会, 編) pp. 209–226. 文永堂出版, 東京.
- Kikuchi, F., Aoki, K., Ohdachi, S. D., Tsuchiya, K., Motokawa, M., Jogahara, T., Son, N. T., Bawm, S., Lin, K. S., Thwe, T. L., Gamage, C. D., Ranorosa, M. C., Omar, H., Maryanto, I., Suzuki, H., Tanaka-Taya, K., Morikawa, S., Mizutani, T., Suzuki, M., Yanagihara, R. and Arai, S. 2020. Genetic diversity and phylogeography of *Thottapalayam thottimvirus* (Hantaviridae) in Asian house shrew (*Suncus murinus*) in Eurasia. *Front Cell Infect Microbiol* 10: 438. DOI: 10.3389/fcimb.2020.00438.
- 北 将樹. 2020. 哺乳類由来の神経毒に関する化学生物学研究. *化学工業* 71: 73–78.
- Kita, M., Nakamura, Y., Okumura, Y., Ohdachi, S. D., Oba, Y., Yoshikuni, M., Kido, H. and Uemura, D. 2004. Blarina toxin, a mammalian lethal venom from the short-tailed shrew *Blarina brevicauda*: isolation and characterization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 7542–7547.
- 子安和弘. 1998. 日本産トガリネズミ亜科の自然史. 食虫類の自然史 (阿部 永・横畑泰志, 編) pp. 201–267. 比婆科学教育振興会, 庄原市.
- 子安和弘. 2011. 食虫類分類の史的展開. *スンクスの生物学* (織田銃一・宮木孝昌・東家一雄, 編) pp. 17–23. 学会出版センター, 東京.
- Maeda, N. and Ohdachi, S. 1994. Growth and body measurements of Hokkaido brown bear in captivity. *Proceedings of the Second East Asiatic Bear Conference* 65–76.
- 本川雅治. 1998. 日本産ジネズミ亜科の自然史. 食虫類の自然史 (阿部永・横畑泰志, 編) pp. 275–349. 比婆科学教育振興会, 庄原市.
- 本川雅治. 2018. アジアにおける哺乳類の種多様性の形成と進化を探る. *哺乳類科学* 58: 141–152.
- Motokawa, M., Harada, M., Apin, L., Yasuma, S., Yuan, S. L. and Lin, L. K. 2006. Taxonomic study of the water shrew *Chimarrogale himalayica* and *C. platycephala*. *Acta Theriologica* 51: 215–223.
- Motokawa, M., Suzuki, H., Harada, M., Lin, L. K., Koyasu, K. and Oda, S. 2000. Phylogenetic relationships among East Asian species of *Crociodura* (Mammalia, Insectivora) inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zoological Science* 17: 497–504.
- Naitoh, Y., Iwasa, M. A., Ohdachi, S. D., Han, S. H. and Suzuki, H. 2005. Restriction fragment length polymorphism of nuclear rDNA in *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae). *Mammal Study* 30: 101–107.
- Naitoh, Y. and Ohdachi, S. D. 2006. Population genetic structure of *Sorex unguiculatus* and *Sorex caecutiens* (Soricidae, Mammalia) in Hokkaido, based on microsatellite DNA polymorphism. *Ecological Research* 21: 586–596.
- 西岡佑一郎・楠橋 直・高井正成. 2020. 哺乳類の化石記録と白亜紀/古第三紀境界前後における初期進化. *哺乳類科学* 60: 251–267.
- 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.
- Namba, T. and Ohdachi, S. D. 2016. Top-down cascade effects of the long-clawed shrew (*Sorex unguiculatus*) on the soil invertebrate community in a cool-temperate forest. *Mammal Study* 41: 119–130.
- Neves, T., Tapisso, J. T., Porto, M., Pereira, H. M., Mathias, M. L. and Borda-de-Água, L. 2019. The role of competition in driving species global distributions: Soricid shrews as a case study. *Journal of Biogeography* 46: 134–144.
- 織田鉄一・鬼頭純三・太田克明・磯村源蔵 (編). 1985. *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. 学会出版センター, 東京, 535 pp.
- 織田鉄一・宮木孝昌・東家一雄 (編). 2011. *スンクスの生物学*. 学会出版センター, 東京, 449 pp.
- Ohdachi, S. 1992. Home ranges of sympatric soricine shrews in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica* 37: 91–101.
- Ohdachi, S. 1994. Growth, metamorphosis, and gape-limited cannibalism and predation on tadpoles in larvae of salamanders *Hynobius retardatus*. *Zoological Science* 11: 127–131.
- Ohdachi, S. 1995a. Diets and abundances of three sympatric shrew species in northern Hokkaido. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 20: 69–83.
- Ohdachi, S. 1995b. Burrowing habits and earthworm preferences of three species of *Sorex* in Hokkaido. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 20: 85–88.
- Ohdachi, S. 1997. Laboratory experiments on spatial use and aggression in three sympatric species of shrew in Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 22: 11–26.
- Ohdachi, S. 1998. Correction for the misidentification of a shrew in Sakhalin by Abe et al. (1996), by analysis of the full nucleotide sequence of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Biosphere Conservation* 1: 161–163.
- 大館智志. 2005. DNAより示唆される北海道産トガリネズミ群集の成立過程. *動物地理の自然史：分布と多様性の進化学* (増田隆一・阿部 永, 編) pp. 15–31. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 大館智志. 2008. 系統地理学と遺伝構造 トガリネズミ類. *日本の哺乳類学* 第1巻 (本川雅治, 編) pp. 84–117. 東京大学出版会, 東京.
- 大館智志. 2011. トガリネズミ科動物の生態と多様性 *スンクスの生物学* (織田鉄一・宮木孝昌・東家一雄, 編) pp. 34–48. 学会出版センター, 東京.
- 大館智志. 2021. ジネズミ類の系統地理学—繰り返される人による移動. *ビオストーリー* 36: 24–33.
- 大館智志. 2023. 日本の戦前の哺乳類学 (大正～終戦) : 哺乳類学の地方展開の時代. 日本の哺乳類学 百年のあゆみ (日本哺乳類学会歴史・あゆみ委員会, 編) pp. 69–79. 文永堂, 東京.
- Ohdachi, S. D., Abe, H. and Han, S. H. 2003. Phylogenetical positions of *Sorex* sp. (Insectivora, Mammalia) from Cheju Island and *S. caecutiens* from the Korean Peninsula, inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zoological Science* 20: 91–95.
- Ohdachi, S. D., Abe, H., Oh, H. S. and Han, S. H. 2005. Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in East Asia, with description of a new subspecies from Cheju Island, Korea. *Mammalian Biology* 70: 345–358.
- Ohdachi, S. and Aoi, T. 1987. Food habits of brown bears in Hokkaido, Japan. *The International Conference of Bear Research and Management* 7: 215–220.
- Ohdachi, S., Aoi, T., Mano, T. and Tsubota, T. 1992. Growth, sexual dimorphism, and geographical variation of skull dimensions of the brown bear *Ursus arctos* in Hokkaido. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 17: 27–47.
- 大館智志・新井 智・川北 篤・吉澤和徳・倉持利明・横畑泰志. 2013a. 獣と寄生者の歩んできた道：対応、共進化と宿主転換. *哺乳類科学* 53: 181–184.
- 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.
- 大館智志・エチエニケ ディアス ラザロ・ベゲ キアラ ヘラルド・溝田浩二・北 将樹. 2018. 野生のキューバソレノドン (アルミキ) *Solenodon cubanus* の生態を垣間見る. *哺乳類科学* 58: 204.
- Ohdachi, S. D., Fujiwara, K., Shekhar, C., Son, N. T., Suzuki, H. and Osada, N. in press. Phylogenetics and population genetics of the Asian house shrew *Suncus murinus*–*S. montanus* complex inferred from whole-genome and mitochondrial DNA sequences, with special reference to the Ryukyu Archipelago, Japan. *Zoological Science*.
- 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. Shoukadoh, Kyoto, 506 pp.
- Ohdachi, S. D., Ishibashi, Y., Iwasa, M. A. and Saitoh, T. (eds.) 2009. *The Wild Mammals of Japan*. Shoukadoh, Kyoto, 549 pp.
- Ohdachi, S. D., Iwasa, M. A., Nesterenko, V. A., Abe, H., Masuda, R. and Haberl, W. 2004. Molecular phylogenetics of *Crocidura* shrews (Insectivora) in East and Central Asia. *Journal of Mammalogy* 85: 396–403.
- Ohdachi, S. D., Kinoshita, G., Nasher, A. K., Yonezawa, T., Arai, S., Kikuchi, F., Lin, K. S. and Bawm, S. 2017. Re-evaluation of the phylogeny based on mitochondrial cytochrome *b* gene in the house shrew, *Suncus murinus*–*S. montanus* species complex, with special reference to Yemen and Myanmar populations. *Journal of Wildlife and Biodiversity* 1: 79–87.
- Ohdachi, S. D., Kinoshita, G., Oda, S., Motokawa, M., Jogahara, T., Arai, S., Nguyen, S. T., Suzuki, H., Katakura, K., Bawm, S., Min, M. Z., Thwe, T. L., Gamage, C. D., Hashim, R., Omar, H., Maryanto, I., Ghadirian, T., Ranoroso, M. C., Moribe, J. and Tsuchiya, K. 2016. Intraspecific phylogeny of the house shrews, *Suncus murinus*–*S. montanus* species complex, based on the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Mammal Study* 41: 229–238.
- 大館智志・北 将樹・エチエニケ ラザロ・ベゲ ヘラルド・保尊 脩. 2013b. キューバソレノドン (アルミキ) の多数捕獲の成功と調査顛末—「珍獣」でなくなる日を目指して. *どうぶつと動物園* 65: 24–29.
- Ohdachi, S. and Maekawa, K. 1990. Geographical distribution and rela-

- tive abundance of four species of soricine shrews in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica* 35: 261–267.
- Ohdachi, S., Masuda, R., Abe, H., Adachi, J., Dokuchaev, N. E., Haukisalmi, V. and Yoshida, M. C. 1997. Phylogeny of Eurasian soricine shrews (Insectivora, Mammalia) inferred from the mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Zoological Science* 14: 527–532.
- Ohdachi, S. D., Yoshizawa, K., Hanski, I., Kawai, K., Dokuchaev, N. E., Sheftel, B. I., Abramov, A. V., Moroldoev, I. and Kawahara, A. 2012. Intraspecific phylogeny and nucleotide diversity of the least shrews, the *Sorex minutissimus*-*S. yukonicus* complex, based on nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene and the control region. *Mammal Study* 37: 281–297.
- Ohdachi, S. D., Yoshizawa, K., Takada, Y., Motokawa, M., Iwasa, M. A., Arai, S., Moribe, J., Uematsu, Y., Sakai, E., Tateishi, T., Oh, H. S. and Kinoshita, G. 2018. Phylogeography of the Japanese white-toothed shrew (Eulipotyphla: Soricidae): a clear division of haplogroups between eastern and western Japan and their recent introduction to some regions. *Mammal Study* 43: 245–259.
- Okhotina, M. V. 1993. Subspecies taxonomic revision of the Far Eastern shrews (Insectivora, *Sorex*) with a description of new subspecies. *Proceedings of the Zoological Institute, USSR Academy of Science* 243: 58–71 (in Russian with English abstract).
- Oshida, T., Ohdachi, S., Han, S. H. and Masuda, R. 2005. A note on karyotypes of *Sorex caecutiens* (Mammalia, Insectivora) from Cheju Island, Korea. *Caryologia* 58: 52–55.
- Repenning, C. A. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. *Geological Survey Professional Paper* 565: 1–69.
- Roca, A. L., Bar-Gal, G. K., Eizirik, E., Helgen, K. M., Maria, R., Springer, M. S., O'Brien, S. J. and Murphy, W. J. 2004. Mesozoic origin for West Indian insectivores. *Nature* 429: 649–651.
- Sanchez, L., Ohdachi, S. D., Kawahara, A., Echenique-Diaz, L. M., Maruyama, S. and Kawata, M. 2019. Acoustic emissions of *Sorex unguiculatus* (Mammalia: Soricidae): assessing the echo-based orientation hypothesis. *Ecology and Evolution* 9: 2629–2639.
- Sato, J. J., Bradford, T. M., Armstrong, K. N., Donnellan, S. C., Echenique-Diaz, L. M., Begue-Quiala, G., Gamez-Diez, J., Yamaguchi, N., Nguyen, S. T., Kita, M. and Ohdachi, S. D. 2019. Post K-Pg diversification of the mammalian order Eulipotyphla as suggested by phylogenomic analyses of ultra-conserved elements. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 141: 106605.
- Sato, J. J., Ohdachi, S. D., Echenique-Diaz, L. M., Borroto-Páez, R., Begué-Quiala, G., Delgado-Labañino, J. L., Gámez-Diez, J., Alvarez-Lemus, J., Nguyen, S. T., Yamaguchi, N. and Kita, M. 2016. Molecular phylogenetic analysis of nuclear genes suggests a Cenozoic over-water dispersal origin for the Cuban solenodon. *Scientific Reports* 6: 31173.
- Springer, M. S., Murphy, W. J. and Roca, A. L. 2018. Appropriate fossil calibrations and tree constraints uphold the Mesozoic divergence of solenodons from other extant mammals. *Molecular Phylogenetics Evolution* 121: 158–165.
- Stroganov, S. U. 1957. *Mammals of Siberia*. Insectivora. Science Academy of USSR Press, Moscow, 267 pp. (in Russian).
- Takahashi, M., Arai, T. and Ohdachi, S. 1982. Stomach contents of *Mogera wogura wogura* (Temminck) collected in the Hanno City, Saitama Prefecture, Japan. Part I. *Bulletin of Kawagoe Senior High School* 19: 24–29.
- Taylor, P. J., Kearney, T. C., Kerbis, P., Julian, C., Baxter, R. M. and Willows-Munro, S. 2013. Cryptic diversity in forest shrews of the genus *Myosorex* from southern Africa, with the description of a new species and comments on *Myosorex tenuis*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 169: 881–902.
- Thomas, O. 1907. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia. IV. List of mammals obtained from the Islands of Saghalien and Hokkaido. *Proceedings of the Zoological Society of London* 408: 404–414.
- Vogel, P. and Sofianidou, T. S. 1996. The shrews of the genus *Crociodura* on Lebos, an eastern Mediterranean Island. *Zoologische Beiträge* 46: 339–347.
- Yamamoto, K., Ohdachi, S. D. and Kasahara, Y. 2010. Detection of effects of a high trophic level predator, *Sorex unguiculatus* (Soricidae, Mammalia), on a soil microbial community in a cool temperate forest in Hokkaido, using the ARISA Method. *Microbes and Environments* 25: 197–203.
- Yanagihara, R., Gu, S. H., Arai, S., Kang, H. J. and Song, J. W. 2014. Hantaviruses: rediscovery and new beginnings. *Virus Research* 187: 6–14.
- Yano, Y., Fukuoka, R., Maturana, A. D., Ohdachi, S. D. and Kita, M. 2023. Mammalian neurotoxins, Blarina paralytic peptides, cause hyperpolarization of human T-type Ca channel hCa(v)3.2 activation. *Journal of Biological Chemistry* 299: 105066.
- Yokohata, Y. 1990. Earthworm-capturing behavior of captive big-clawed shrew *Sorex unguiculatus* in wire mesh tunnels. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 15: 33–37.
- Yoshino, H. and Abe, H. 1984. Comparative study on the foraging habits of two species of soricine shrews. *Acta Theriologica* 29: 35–43.
- Yuan, S. L., Jiang, X. L., Li, Z. J., He, K., Harada, M., Oshida, T. and Lin, L. K. 2013. A mitochondrial phylogeny and biogeographical scenario for Asiatic water shrews of the genus *Chimarrogale*: implications for taxonomy and low-latitude migration routes. *PLoS One* 8: e77156.
- Zima, J., Lukáčová, L. and Macholán, M. 1998. Chromosomal evolution in shrews. In (J. M. Wójcik and M. Wolsan, eds.) *Evolution of Shrews*, pp. 173–218. Polish Academy of Sciences, Białowieża.

Satoshi D. Ohdachi: Mammalogy of shrews: study yourself if it is unknown!

著者：大館智志（智氏，大畧），〒060-0819 北海道札幌市北区北十九条西八丁目 北海道大学低温科学研究所

✉ ohd@lowtem.hokudai.ac.jp