HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	食虫類をめぐるブラキストン線に関する問題 ： 主にトガリネズミ類を中心として
Author(s)	大舘, 智志
Citation	哺乳類科学, 39(2), 329-336
Issue Date	1999
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/44412
Type	journal article
File Information	MS39-2_329-336.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

特　　集

食虫類をめぐるブラキストン線に関する問題
――主にトガリネズミ類を中心として――

大　舘　智　志

北海道大学低温科学研究所

はじめに

食虫類や齧歯類などの小型獣は中・大型獣と比べ，海峡を渡って分布を広げることは困難とされる．このためもあり小型獣の研究が日本の生物地理学の発展に果たした役割は大きい（徳田，1941，1969；太田・小林，1984）．とりわけ食虫目のトガリネズミ *Sorex* 属は他の小型獣と比べても代謝率が高く（飢餓に弱く），長距離の自泳はもとより人為的移入やアイス・ブリッジを通じた渡海も困難と考えられ，現生種や化石の記録から地域（特に島）間の生物地理学的歴史を追跡するのに都合のよい対象である．しかし，トガリネズミ類の頭骨は単純化し互いに似通った形態を持つことことが多いため近縁種間のタクソンの区別は困難なものとなり，日本産のトガリネズミ類（特にバイカル／シントウトガリ・グループ）の学名名称は混乱をきわめた（論争の歴史は Dokuchaev *et al.*，印刷中を参照）．まして形態情報のみでは系統関係は推測すら難しく，このためか東アジア産小型哺乳類の生物地理について精力的に論じた徳田御稔（1941，1969）でさえ意識的にトガリネズミについての詳述を避けたような感がある．

一方，Dobson（1994）と Dobson and Kawamura（1998）は主に化石データにもとづき日本産哺乳類の歴史生物地理に関して論じ，トガリネズミ類についても多分に言及した．しかし，彼等自身も述べているようにトガリネズミ類の系統や類縁関係について不完全な情報しか利用できず，また分類・命名上の問題がある化石記録（後述）をそのまま利用したため，少なくともこの分類群に関する論議には明らかに間違った箇所が見受けられる（たとえばバイカル／シントウ・グループとオオアシトガリの関係など）．また，Ohdachi *et al.*（1997b）は日本周辺の北東アジア産のトガリネズミ群集の成立史について，先に明らかにした系統関係（Ohdachi *et al.*，1997a）に基づいて論じた．しかし，これについても各種の地域個体群間の系統的・遺伝的関係や化石記録についての情報が十分に解明されていなかったために，一部に誤った結論を導いている可能性がある．

本稿ではトガリネズミ類を中心に食虫類のブラキストン線（津軽海峡）をめぐる最新の生物地理学的研究を概観する．この対象を用いた研究は現在進行中のものが多く，筆者らのグループによる準備中や未発表のものについても多分に言及することをご了承願いたい．なお本稿では，日本産の動物の和名とバイカル／シントウトガリ・グループ（Ohdachi *et al.*，1997a）以外の学名は日本哺乳類学会（1997）に従った．バイカル／シントウトガリ・グループの学名は，子安（1998）および Dokuchaev *et al.*（1999）に従い，北海道，サハリン（樺太），ユーラシア大陸産のものをバイカルトガリ *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788，本州・四国のものをシントウトガリ *S. shinto* Thomas,

1905, およびサドトガリをシントウの亜種 *S. shinto sadonis* とする．また日本産以外の種の和名は，今泉（1988）に従った．ただし，本文中では「・・・トガリネズミ」を「・・・トガリ」と短縮してよぶこととする．

日本周辺の食虫類の分布

まず日本国内における食虫類の大まかな分布についてのべる．津軽海峡をはさんで，北海道といわゆる「本土」（本州，四国，九州および周辺の島をさすが，政治的に不適切な表現であろう）の間の大きな違いとしてモグラ科の存在がある．津軽海峡以南には，ヒメヒミズ，ヒミズ，ミズラモグラ，サドモグラ，アズマモグラ，コウベモグラ，センカクモグラの7種が分布しているが（学名省略），北海道・サハリンにはモグラ科動物は存在しない（阿部，1994；日本哺乳類学会，1997）．しかし北海道・サハリンには真性のモグラ類はいないものの，トガリネズミ科動物のなかでヒミズ型の半地下性のニッチェを占めるオオアシトガリ *Sorex unguiculatus* Dobson, 1890 が分布している（阿部，1985；大舘，1995）．次にトガリネズミ科動物に関しては，*Sorex* 属については後に詳述するとして，まず大まかなところを述べると，津軽海峡以南では *Sorex* 属（トガリネズミ亜科 Soricidae）は2種なのに対して，北海道では4種，サハリンでは6種（モネロン島にはこれらと

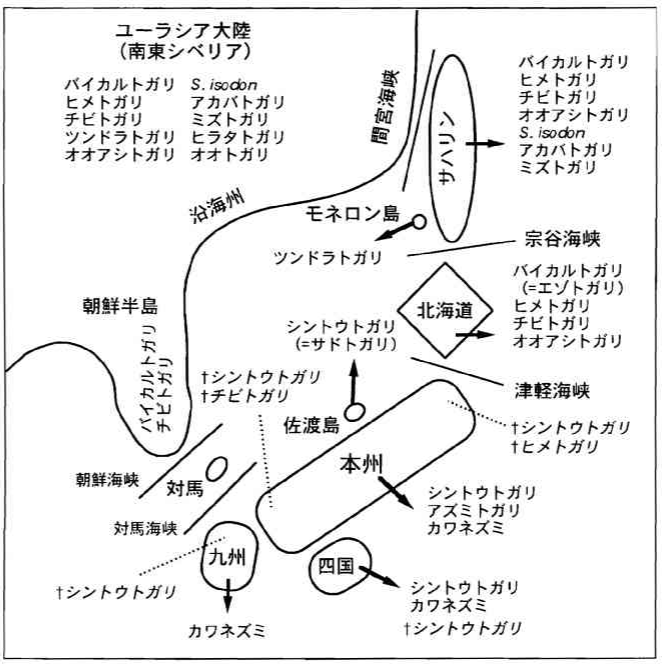

図1. 北東アジア地域におけるトガリネズミ類（トガリネズミ亜科）の分布の模式図．化石については現在，N. E. Dokuchaev らが再同定／比定を行っており，名称は全て暫定的なものである．分布・化石に関する情報源は，Ohdachi *et al.* (1997b) を参照のこと．和名は今泉（1988）に従った．アカバトガリネズミ，*S. daphaenodon* Thomas, 1907; ヒラタトガリネズミ，*S. roboratus* Hollister, 1913（＝*vir*）．

は別のツンドラトガリ *S. tundrensis* Merriam, 1900 のみがいる）と北方へ行くほど多様になって行く（図1；Ohdachi *et al.*, 1997b）．九州には *Sorex* 属は現存しないが，再検討を要するもののシントウトガリと見られる更新世の化石が見つかっている（河村・曽塚，1984；中川ほか，1998）．一方，南方起源といわれるジネズミ *Crocidura* 属（ジネズミ亜科 Crocidurinae）の分布の北限は津軽海峡を超えて北海道の中・南部まで達している（Nakata, 1981）．筆者を含め多くの研究者は今のところこれを自然分布と考えているが（たとえば，本川，1998），一方で人為的移入の可能性があるとする意見もあり（たとえば，Dobson and Kawamura, 1998），今後，日本産ジネズミ類の系統を精査する必要がある．もし自然分布であることが示されれば，*Sorex* 属との生態的な種間関係とも絡めた生物地理学上興味深い論議ができよう．トガリネズミ科の分布で特筆すべきこととして，カワネズミ *Chimarogale platycephala*（Gray, 1842）（トガリネズミ亜科）があげられる．カワネズミは「本土」の渓流地域（四国に関しては再検討の余地あり）に広く分布しているが，北海道には存在しない．ところがサハリンにはカワネズミと近縁（Obara and Tada, 1985; Ohdachi *et al.*, 1997a）のミズトガリ *Neomys fodiens*（Pennant, 1771）が分布している．これらの2種はともに半水棲であるが，北海道にはこのニッチェをしめる種が存在しないことになる．

さて日本列島の陸棲哺乳類は約105種であるが，このうち固有種は36%程度である（阿部，1994）．しかし北海道産のものに限ると陸棲41種のうち固有種とみなせるのは1種程度とされ，固有率はきわめて低い．トガリネズミ亜科動物の場合は北海道（本島）には，オオアシトガリ，バイカルトガリ，ヒメトガリ *S. gracillimus* Thomas, 1907, チビトガリ *S. minutissimus* Zimmerman, 1780 の4種が生息している（図1；Ohdachi *et al.*, 1997b）．これら4種は分類上の「種」レベルではサハリン・南シベリア産のトガリネズミ群集の部分集合となっている．そしてこれらは津軽海峡以南には現存しない．つまり分類上の情報のみによれば，北海道には固有のトガリネズミの「種」は存在せず，北海道のトガリネズミ群集は本州よりも大陸からの影響が大きく独自の進化を遂げたものはいないという結論になる．

トガリネズミ類の系統学的研究

チトクロム *b* 遺伝子の配列データにより，「本土」のシントウトガリとアズミトガリ *S. hosonoi* Imaizumi, 1954 はそれぞれ北海道から大陸に分布するバイカルトガリとチビトガリと単系統群を作ることが示され，北海道と本州のトガリネズミ群集の要素間には系統的なつながりがあることが分かった（Ohdachi *et al.*, 1997a）．さらに，大舘（1999）はオオアシトガリ，ヒメトガリ，バイカル／シントウトガリ・グループの種内系統を，北東アジア地域を中心にミトコンドリアのチトクロム *b* 遺伝子の塩基配列データを用いて調べた（チビ／アズミトガリ・グループも含めた結果の正式な論文は投稿中）．オオアシトガリでは，北海道・サハリン・沿海州からの個体の系統は地域によるまとまりは見られず，完全な「入れ違い」状態を示した．つまり少なくともチトクロム *b* 遺伝子に関しては，各地域個体群が分離後まだ十分な遺伝的分化が進んでいないことになる．ヒメトガリについては北海道・サハリン・東シベリアといった大まかな地域区分ではある程度の地域的なまとまりが認められ，北海道・サハリンへの移入はオオアシトガリよりも古いと考えられた．そしてバイカルトガリとシントウトガリは単系統群をつくるが，かなり遺伝的に遠いことが示された．このようにバイカル／シントウ・グループの系統情報からは津軽海峡は長い期間存続していた可能性が示唆され，少なくとも最終氷期にも北海道と本州は分離していたと推論できる（より詳しい根拠については近い将来筆者が論述する予定である）．バイカルトガリ種内では，北海道産のもの（い

わゆるエゾトガリ）はサハリン・ユーラシア大陸のものとはかなりの遺伝的な（系統的な）距離があることがわかった．これは「種」レベルの違いにも相当する程度であった．また，今泉（1960）によるシントウトガリの亜種としてのエゾトガリ（*S. shinto saevus* Thomas, 1907）および Abe（1967）によるバイカルトガリの亜種としてのエゾトガリ（*S. caecutiens saevus*）はともに北海道とサハリンに分布することとなっているが，筆者らの分子系統に従えば（Ohdachi *et al.*, 1997a; 大舘，1999），エゾトガリ（*S. caecutiens* ssp.）は北海道のみに分布することになる（亜種名 *saevus* はサハリン産の標本に基づいているので，エゾトガリに対しては新しい亜種名を与える必要があるが，和名に関しては語源上，北海道産のものに限って使用し続けるのが妥当と思う．また南千島産のものに関しては今後の検討を要する）．一方，サハリンからユーラシア産のものは大陸の東端から西端のものまであまり遺伝的な違いがないことがわかった．このことから北海道産のバイカルトガリは同種内のほかの地域産のものとは，かなり異なった歴史を経てきたと考えられた．つまり北海道とサハリンを分離する宗谷海峡（八田線）の形成時期や当時のこの付近のトガリネズミ類にとっての環境条件についても考え直す必要がある．さらには，サハリンのバイカルトガリはチトクロム *b* の配列こそ大陸のバイカルトガリとの間に違いは認められないものの，尾がシントウトガリやエゾトガリと同様に長いなど外部形態的に大陸のものとは異なっており（今泉，1960；Abe, 1967; Dolgov, 1985），サハリンのバイカルトガリ（亜種を認めるとすれば，これに対し *S. caecutiens saevus* が使用できる）も独特の進化過程を経ており間宮海峡の生物地理上の意義も再考せねばなるまい．以上の件に関しても筆者が将来詳しく論述する予定である．

日本産 *Sorex* 属も含めた分子系統的研究として，George（1988）の酵素多型を用いたものと Fumagalli *et al.*（1999）のチトクロム *b* 遺伝子配列に基づくものがあるが，ブラキストン線と系統の関係を論ずるような資料を提供していないので，ここではふれない．ブラキストン線をはさんだ日本産トガリネズミ類の分子データ以外の遺伝的情報としては，Tada and Obara（1988）が行ったオオアシトガリ，エゾトガリ（バイカルトガリ），シントウトガリ（ホンシュウトガリ），ヒメトガリの染色体の G-バンド・パターンに基づく核型分析がある．これによるとエゾトガリとシントウトガリのあいだには第5染色体に挟動原体逆位が認められたが，その他のパターンは両者でほぼ一致した．さらに彼らはすでに報告されていた大陸産のバイカルトガリの染色体型がシントウトガリ（Fredga, 1968）と類似していることから，まず大陸産のバイカルトガリが朝鮮半島経由で本州に入り，そこでシントウトガリに分化しさらに北海道でエゾトガリになった，と考えた（小原，1988も参照）．しかしこの説はエゾトガリをバイカルトガリの地域個体群（あるいは亜種）とした Ohdachi *et al.*（1997a）のミトコンドリア遺伝子の結果と矛盾している（子安（1998）の論議も参照）．この点について解決するには，今後，ユーラシア，北海道，サハリンのバイカル／シントウトガリ・グループの染色体について種内変異などを含めた再分析を行わねばなるまい．

さらに Tada and Obara（1988）と小原（1988）は，染色体の類似からオオアシトガリはバイカルトガリの祖先型から分化したとした．一方，分子系統からはオオアシトガリは，サハリンから大陸に広く分布し形態も前者と似ている *S. isodon* Turov, 1924 と最も近縁であることが示された（Ohdadahi *et al.* 1997a; Fumagalli *et al.*, 1999）．さらにはこれら2種は北東アジアにレリック的に分布する オオトガリネズミ *S. mirabilis* Ognev, 1937 と近縁である可能性も示唆されている（Ohdachi *et al.* 1997a）．つまりオオアシトガリはバイカル／シントウ・グループの祖先種から直接に分化したのではなく，それに先立ち少なくともオオアシトガリと *S. isodon* の共通祖先種（オオトガリも含まれる可能性がある）とバイカル／シントウ・グループの祖先種が分化したと考えなくてはならない．Dobson（1994）と Dobson and Kawamura（1998）は Dannelid（1991）の系統

仮説（小原（1988）の説も参照）に基づいて日本列島でのトガリネズミ類の進化過程を論じた．例えば，大陸でバイカルトガリからオオアシトガリが分化して津軽海峡形成後に北海道まで南下してきたとの仮説を提出しているが，これも含めて彼らの説は不十分な系統情報に基づいているので大幅に訂正する必要があろう（Dobson and Kawamura（1998）では，Ohdachi *et al.*（1997a）の分子系統を引用はしたがなぜか利用しなかった）．

トガリネズミ類の化石

化石の記録は完全なシリーズとして得られることはないのでこれに過度に依存することはできないが，いったん明確な化石が出土すれば歴史生物地理上の推定に絶対的な証拠となる．*Sorex* 属の化石記録については，本州，四国，九州からは中期更新世中期以降より報告があるが，今のところ北海道からは産出してないので（河村・曽塚，1984；亀井ほか，1988；河村ほか，1989；Tomida and Sakura, 1991），ブラキストン線をまたぐ一方の側からしか論議できない．このうち「本土」産のうち同定あるいは比定できたもののほとんどはシントウトガリ（*S. shinto*）とされている．一方，現生のシントウトガリとバイカルトガリの関係について形態による分類・命名上の解釈に論議があったが（今泉，1960；Abe，1967; 阿部，1996），今まで日本産の *Sorex* 属の大型の化石は自動的に *S. shinto* に同定あるいは比定されていた．最近，Ohdachi *et al.*（1997a）が分子系統を発表したことにより，本州・四国・佐渡島産のシントウ／バイカル・グループのトガリネズミをシントウトガリ（*S. shinto*）に，北海道・サハリン・大陸のものをバイカルトガリ（*S. caecutiens*）とすることで解決したとみなせるので（子安，1998），分類上これらの化石を見直す必要がある．この他に化石 *Sorex* としては本州の山口県からチビトガリと思われる化石が産出している（長谷川，1966）．また精査を要するが，国立科学博物館の甲能直樹は青森県よりヒメトガリと思われる化石を発見している（甲能，私信）．一方，Dokuchaev *et al.*,（1999）は，頭骨形態によってシントウ *shinto* とバイカル *caecutiens* の完全な判別が行えることを示した．さらに Dokuchaev らのグループ（筆者も含む）は現生のシントウ／バイカル・グループの判別基準の適用も含めて日本産の化石 *Sorex* の再検討を行っており，近い将来興味深い結果が得られるものと思われる．このほかに日本産のトガリネズミ類の化石としては，ジネズミ亜科では *Crocidura* が，トガリネズミ亜科ではカワネズミと現在日本では絶滅した *Anourosorex* と *Shikamainosorex* が中期更新世以降の「本土」より産出している（亀井ほか，1988；河村ほか，1989；Tomida and Sakura, 1991）．しかし日本産のトガリネズミ類の群集成立史仮説を古生物学的証拠により補強するには，北海道や周辺の北東アジア地域の化石の情報がほとんど欠如しているので，今後これらの地域での調査が強く望まれる．

最　後　に

バイカル／シントウトガリ・グループの例のように，現在の分布や化石の記録，そして「分類名」だけに依拠して生物地理学的な歴史を論ずるのは危険なことであり，対象としている動物の系統関係や遺伝的な構造の知見が不可欠であるといえる（当特集の他の 3 人の解説も参照）．しかし理論的・哲学的背景のない系統データの都合の良い解釈は単なる「お話し」の域を出るものではない．系統と生物地理学の関係については Wiley（1981），三中（1985；1993a, b），Morrone and Crisci（1995），Walker and Avise（1998） などに一般的な解説があるので詳しくはそちらを参照されたい（さらに一般的な過去推定についての哲学的論議は，Sober（1988）を参照のこと）．それはさ

ておき，このような系統関係の重要性はかなり以前より指摘されているが（たとえば，徳田，1941），系統関係を推定するという作業は職人的才能を要したことから客観的かつ簡単に結果を得られず，生物地理に適用できるような系統情報はなかなか得られなかった．しかし，PCR（ポリメラーゼ連鎖反応）法や塩基配列自動解析装置の出現などの技術的発展および系統推定法の理論的発展とコンピューター・プログラムの普及など（Nei, 1987; 長谷川・岸野，1996；三中，1997）にみられるように，ここ10年来の分子系統学の劇的な展開によって，より客観的にそして手軽に系統関係を推定することが可能になった．日本産小型哺乳類のなかではトガリネズミ類の他に津軽海峡を隔てた個体群間あるいは近縁種間の系統・遺伝的関係を比較したものとして，ヤチネズミ類（岩佐，1998）やリス類（当特集の押田龍夫の章）の例がある．このほかには津軽海峡の意義を研究する重要な対象としては，日本固有種のアカネズミ *Apodemus speciosus*（Temminck, 1844）やヒメネズミ *A. argenteus*（Temminck, 1844）を含んでいる *Apodemus* 属のネズミ類がいるが（近藤，1982），これらの生物地理に絡めた分子系統学的研究は現在，北海道大学の鈴木　仁らのグループによって明らかにされつつある．しかし津軽海峡（ブラキストン線）の持つ生物地理学上の意義を本格的に研究するにはまだ系統的・遺伝的情報が不足しており，今後さらに小型獣を中心として大陸・サハリンも含めた地域個体群間の系統関係や遺伝的関係を総合的に明らかにせねばなるまい．現在は徳田御稔が日本の哺乳類相の起源を論じた時代（徳田，1941，1969）よりも利用できる情報―特に系統情報―は質・量ともに格段にまさっている．それをどのように使うかは我々の重要な課題であろう．

謝　　辞

本稿をまとめるにあたり，甲能直樹，鈴木　仁，本川雅治，三中信宏の各氏には情報の提供をいただいた．また戸田正憲氏および当特集の企画者の増田隆一氏を始め，押田龍夫，永田純子両氏には初期原稿について議論いただいた．これらの方々に深く感謝いたします．

引 用 文 献

Abe, H. 1967. Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia) I. Studies on variation and classification. J. Fac. Agr., Hokkaido Univ., 55: 191–269.

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．（近藤恭司，編：スンクス―実験動物としての食虫類トガリネズミ科動物の生物学―）pp. 20–37. 学会出版センター，東京．

阿部　永（監修）．1994．日本の哺乳類．東海大学出版会，東京，195 pp.

阿部　永．1996．日本産食虫類の種名の検討．哺乳類科学，36: 97–108.

Dannelid, E. 1991. The genus Sorex (Mammalia, Soricidae) —distribution and evolutionary aspects of Eurasian species. Mammal Review, 21: 1–20.

Dobson, M. 1994. Patterns of distribution in Japanese mammals. Mammal Review, 24: 91–111.

Dobson, M. and Y. Kawamura. 1998. Origin of the Japanese land mammal fauna: allocation of extant species historically-based categories. Qaurt. Res., 37: 385–395.

Dokuchaev, N. E., S. Ohdachi and H. Abe. 1999. Morphometric status of shrews of the *Sorex caecutiens/shinto* group in Japan. Mammal Study, 24: 67–78.

Dolgov, V. A. 1985. Burozubki Starogo Sveta (Shrews of the Old World) (in Russian). Moscow State University Press, Moscow, 221 pp.

Fredga, K. 1968. Chromosomes of the masked shrew (*Sorex caecutiens* LAXM.). Hereditas, 60: 269–271.

Fumagalli, L., P. Taberlet, D. T. Stewart, Donald, L. Gielly, J. Hausser and P. Vogel. 1999. Molecular

phylogeny and evolution of *Sorex* shrews (Soricidae: Insectivora) inferred from mitochondrial DNA sequence data. Mol. Phylogenet. Evol., 11: 222–235.

George, S. 1988. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex* J. Mammal., 69: 443–461.

長谷川善和. 1966. 日本の第四紀小型哺乳類化石相について. 化石, 11: 31–40.

長谷川政美・岸野洋久. 1996. 分子系統学. 岩波書店, 東京, 257 pp.

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. 1988. 世界哺乳類和名辞典. 平凡社, 東京, 980 pp.

岩佐真宏. 1998. ヤチネズミ類における染色体と DNA の変異. 哺乳類科学, 38: 145–158.

亀井節夫・河村善也・樽野博幸. 1988. 日本の第四系の哺乳動物化石による分帯. 地質学論集, 30: 181–204.

河村善也・曽塚　孝. 1984. 福岡県平尾台の洞窟から産出した第四紀哺乳動物化石. 北九州市自然史博物館研究報告, 5: 163–188.

河村善也・亀井節夫・樽野博幸. 1989. 日本の中・後期更新世の哺乳動物相. 第四紀研究, 28: 318–326.

子安和弘. 1998. 日本産トガリネズミ亜科の自然史. (阿部永・横畑泰志, 編：食虫類の自然史) pp. 201–267. 比婆科学教育振興会, 庄原.

近藤憲久. 1982. 日本の哺乳類相—種の生態, 古環境および津軽海峡の影響について. 哺乳類科学, 43, 44: 131–144.

三中信宏. 1985. 生物地理学：最近の諸学派の動向—汎生物地理学, 系統生物地理学, および分断生物地理学. 生物地理研究会ニュース, 4: 8–30.

三中信宏. 1993a. 歴史生物地理学における分断概念：地域分岐図の構築に関する系統推定論上の問題点. 植物分類, 地理, 44: 151–184.

三中信宏. 1993b. 分岐分類学の生物地理学への適用：分岐図, 成分分析および最節約原理. 日本生物地理学会会報, 48: 1–27.

三中信宏. 1997. 生物系統学. 東京大学出版会, 東京, 458 pp.

Morrone, J. J. and J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. Ann. Rev. Ecol. Syst., 26: 373–401.

本川雅治. 1998. 日本産ジネズミ類の分類と分布. (比和町立自然科学博物館・比婆科学教育振興会, 編：もぐらたち, そして野生動物たちの今は. 野生動物の保護をめざす「もぐらサミット」報告書) pp. 31–36. 比婆科学教育振興会, 庄原.

中川良平・河村善也・藤田正勝. 1998. 福岡県平尾台不動洞から産出した第四紀の哺乳類化石. 日本古生物学会1998年年会講演予稿集.

Nakata, K. 1981. Notes on *Crocidura dsinezumi* (Temminck) from Hokkaido, Japan. J. Mamm. Soc. Japan, 8: 213–214.

Nei, M. 1987. Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York. 邦訳：根井正利著 (根井正利, 監訳・改訂, 五條堀　孝・斎藤成也, 共訳, 1990), 分子進化遺伝学, 培風館, 東京, 434 pp.

日本哺乳類学会 (川道武男　責任編集). 1997. レッドデータ. 日本の哺乳類. 文一総合出版, 東京, 279 pp.

小原良孝. 1988. 食虫目トガリネズミ科の種分化と核学的分化. 哺乳類科学, 28: 31–41.

Obara, Y. and T. Tada. 1985. Karyotypes and chromosome banding of the Japanese water shrew, *Chimarrogale platycephala platycephala*. Proc. Jpn. Acad., 61: 20–23.

大舘智志. 1995. 北海道野生動物研究最前線. トガリネズミ. ライズ (ギミック, 札幌), 5: 110–111.

大舘智志. 1999. 北海道に固有“種”はいないが... (トガリネズミの場合). 第46回日本生態学会大会要旨集.

Ohdachi, S., R. Masuda, H. Abe, J. Adachi, N. E. Dokuchaev, V. Haukisalmi and M. C. Yoshida. 1997a. Phylogeny of Eurasian soricine shrews (Insectivora, Mammalia) inferred from the mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. Zool. Sci., 14: 527–532.

Ohdachi, S., R. Masuda, H. Abe and N. E. Dokuchaev. 1997b. Biogeographical History of Northeastern Asiatic Soricine Shrews (Insectivora, Mammalia). Res. Pop. Ecol., 37: 157–162.

太田嘉四夫・小林恒明. 1984. 北海道産野ネズミ類の由来. (太田嘉四夫, 編：北海道産野ネズミ類の研究) pp. 21–46. 北海道大学図書刊行会, 札幌.

Sober, E. 1988. Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution, and Inference. MIT Press, Cambridge. 邦訳：ソーバー，エリオット著（三中信宏，訳．1996）過去を復元する．最節約原理，進化論，推論．蒼樹書房，東京，318 pp.

Tada, T. and Y. Obara. 1988. Karyological relationships among four species and subspecies of *Sorex* revealed by differential staining techniques. J. Mamm. Soc. Japan, 13: 21–31.

徳田御稔．1941．日本生物地理．東亜鼠類の進化学的研究より見たる日本列島の地史及び生物相の発達史．古今書院，東京，201 pp.

徳田御稔．1969．生物地理学．築地書館，東京，199 pp.

Tomida, Y. and H. Sakura. 1991. Catalogue of Small Mammal (Insectivora, Lagomorpha, Chiroptera, & Rodentia). Fossil Specimens. 国立科学博物館，東京，205 pp.

Walker, D. and J. C. Avise. 1998. Principles of phylogeography as illustrated by freshwater and terrestrial turtles in the southeastern United States. Ann. Rev. Ecol. Syst., 29: 23–58.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. John Wiley & Sons. 邦訳：ワイリー，E. O. 著（宮　正樹・西田周平・沖山宗雄，訳．1991）系統分類学．分岐分類の理論と実際．文一総合出版，東京，528 pp.

受理日：1999年 8 月21日

Satoshi Ohdachi: Some problems about Blakiston's line in insectivores; special reference to shrews

著者：大舘智志，〒060–0819 札幌市北区北19条西 8 丁目　北海道大学低温科学研究所