



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	真無盲腸目の「哺乳類学」：なんでも見てやろう，知ってやろう！
Author(s)	大館，智志
Description	2023年度日本哺乳類学会 学会賞受賞講演会資料を一部改変したもの
Issue Date	2023-09-09
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/95657
Type	conference presentation
File Information	2023Mammal Soc of Japan_HUSCAP.pdf



2023年度日本哺乳類学会学会賞受賞講演

真無盲腸目の「哺乳類学」:なんでも見てやろう, 知ってやろう!

大舘智志(おおだち さとし)

北海道大学 低温科学研究所・助教

兼任: 同 大学院 環境科学院生物圏科学専攻
同 総合博物館資料部 研究員



酪農学園大学

まずは簡単に自己紹介です。

今まで特にトガリネズミやモグラ、ソレノドンといったモグラの仲間の生態や進化を研究してきました。その研究対象地域は北海道や本土地域、台湾などの高山帯やロシアから北米を含む北半球の寒冷地域でしたが、その後、インド洋海域周辺やキューバといった亜熱帯や熱帯域に移行しました。コロナ禍以降は北海道や日本に回帰しています。



キューバソレノドン



イランでのジャコウネズミ



マダガスカルでのワオキツネザル



タンザニアでのハネジネズミ

専門: 哺乳動物学、生態学、系統地理学(系統学)、生物地理学、人と生物の関係誌

学者であると同時に
に武芸者でもある

道央流鎧馬会 会長

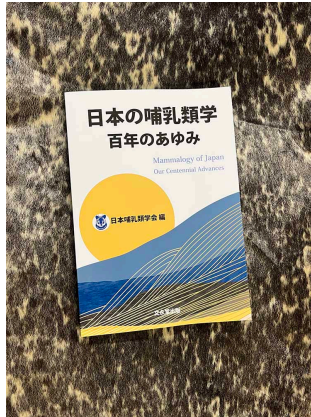


弟子、会員募集中！



古法諸新流武術 中伝免許

二天一流剣術、気楽流柔術・棒術、柳生流杖術、槍術等



祝！日本の哺乳類学100周年

受賞理由：トガリネズミ類等の真無盲腸類の生態と進化に関する国際的研究の展開

ウサギ年



タイミングが良い！日本哺乳類学会に感謝します

私の研究スタンス



人の役に立たない研究？

自然史研究

ワクワク
する研究

世界の最先端研究

誰もやっていない研究



基礎科学

動物学・生態学関連の基礎研究の2つの進め方

1. テーマ指向

ある課題を論理的に解決するために、理想的な実証データがとれる対象を選ぶ

2. 対象動物指向

ある対象動物の生態、生理、進化などを知るために様々な学術分野からのアプローチのデータを取る

材料学としての哺乳類学

若手研究者には、評価をされやすい前者の研究法をおすすめする(さらにいうなら応用科学をおすすめする)

後者は結果を小出しに出してもすぐに評価されにくい。人生を棒に振る覚悟のある人、評価されなくともやっていける人にすすめる

私は学究生活の初期にはヒグマを研究対象にしていた



1984年9月トムラウシ



2019年9月国後

修士課程よりトガリネズミ類などの真無盲腸類(食虫類)を対象とする



ヒメトガリ



チビトガリ



エゾトガリ



ブラリナトガリ@ミシガン



ジャコウネズミ@イラン

私の主な研究課題

- 1) トガリネズミ類の生態学 1. 種間関係 (餌利用、空間利用、攻撃)
- 2) トガリネズミ類の生態学 2. 生物地理学 (含古生物学、人為移動)
- 3) トガリネズミ類の生態学 3. 土壤生態系における役割
- 4) トガリネズミ類の生態学 4. ペニスサイズの決定 (北大環境科学院動物生態グループなど)
- 5) トガリネズミ類の生態学 5. 定位と音声利用 (東海大生物学部)
- 6) トガリネズミ類の生態学 6. 繁殖生態・生理 (鳥取大、円山動物園)
- 7) トガリネズミ類の生態学 7. 飼育下繁殖 (円山動物園、野生生物生息域外保全センター、東海大など)
- 7) 真無盲腸類の進化と分類. 分子系統
- 8) 真無盲腸類の天然化学の共同研究 (毒、匂い) (名古屋大生命農学研究科)
- 9) 真無盲腸類とウイルスの共進化の共同研究 (ハンタ、ヘニパ) (北大人獣共通感染症国際共同研究所、国立感染研)
- 10) 家畜を含む動物と人間の関係誌 (史)
- 11) 哺乳類学一般 (ヒグマの生態など)
- 12) エゾナキウサギの動物学. 繁殖生態・生理と飼育下繁殖 (野生生物生息域外保全センターなど)
- 13) その他 (両生類、鳥類の生態・進化)

今回は時間的に余裕がないので、最新のものではなく古い仕事であるが発展の見込みのある系統地理の話題を中心に話をします

トガリネズミの①系統・分類, ②北海道の系統地理学の研究成果

マニア向け課題かも(眠くなる?)

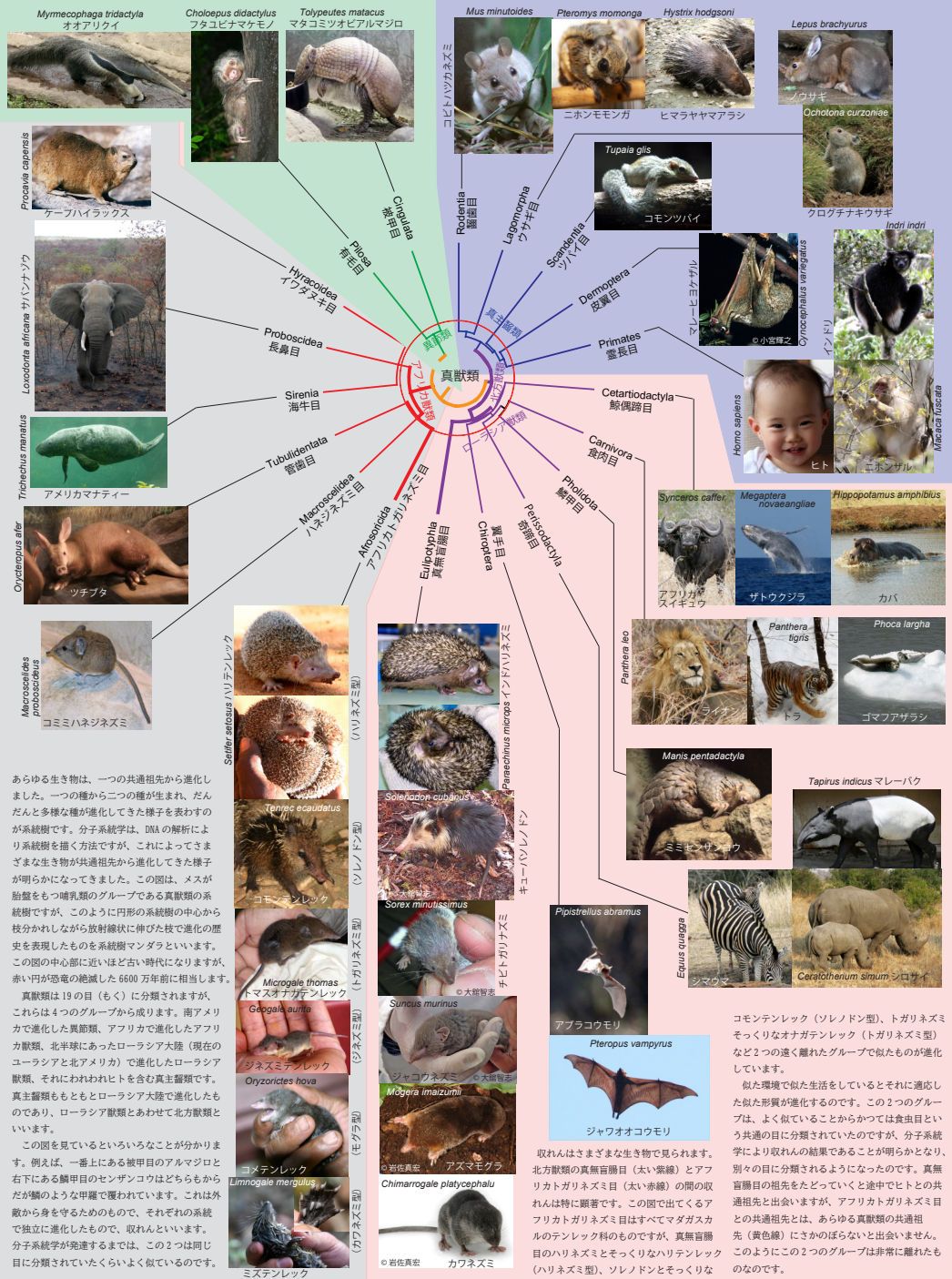
1. トガリネズミの系統・分類

ローラシア獣類の 真無盲腸目

あらゆる生き物は、一つの共通祖先から進化した。一つの種から二つの種が生れて、だんだんと多様な種が分化して生き残る者が系統樹で。分子系統学は、DNAの解析により系統樹を分子系統で、これによってさまざまな生き物が共通祖先から進化した様子が見られる。この図は、メスが胎盤をもつ哺乳類のグループである真獣類の系統樹で、このように円形の系統樹の中心から枝分かれしながら放射状に伸びた枝で進化する系を表現したものを系統樹にマンダと進化する。この図の中心に近いほど古い時間になりますが、赤い円が恐竜の絶滅した 6600 万年に相当します。

真獣類は19の目（もく）に分類されますが、これらは4つのグループから成ります。南アメリカで進化した異節類、アフリカで進化したアメリカ獣類、北半球にあったローラシア大陸（現在のユーラシアと北アメリカ）で進化したローラシア獣類、それにわいわれヒトを含む真主嚙類です。真主嚙類ももともとローラシア大陸で進化したものであり、ローラシア獣類とあわせて北方獣類といえます。

この図を見ているといろいろなことが分かります。例えば、一番上にある被甲目のアルマジロと右下にある鱗甲目のセンザンコウはどちらもからだが鱗のような甲羅で覆われています。これは外敵から身を守るためのもので、それぞれの系統で独立に進化したもので、取れないといえます。分子系統学が発達するまでは、この2つは同じ目に分類されていたくらいよく似ているのです。

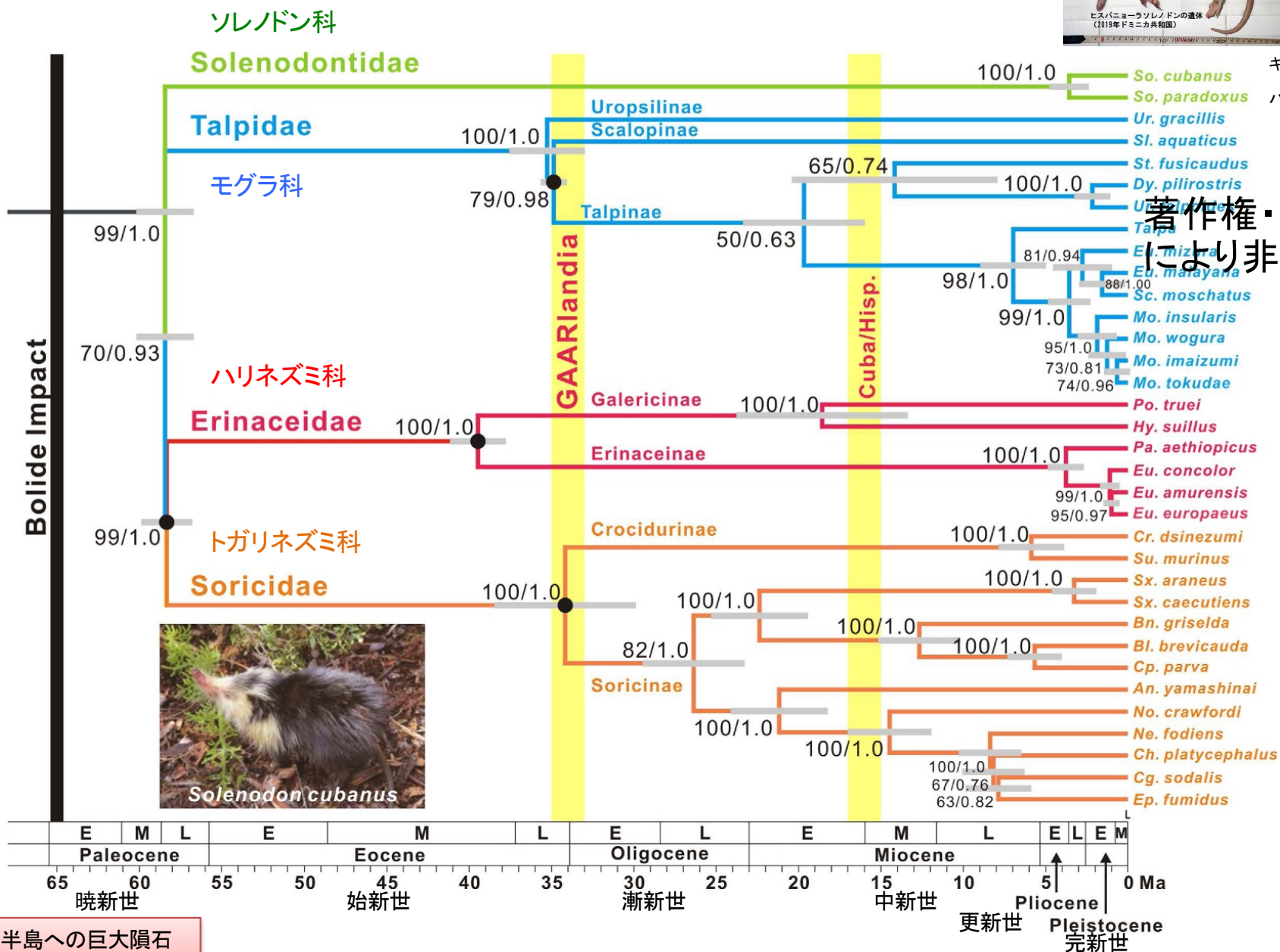


長谷川政美制作:北大総合博
ミュージアムショップ「ほとろ」
で販売中

ヒスパニョーラシロノドン（2019年ドミニカ共和国）

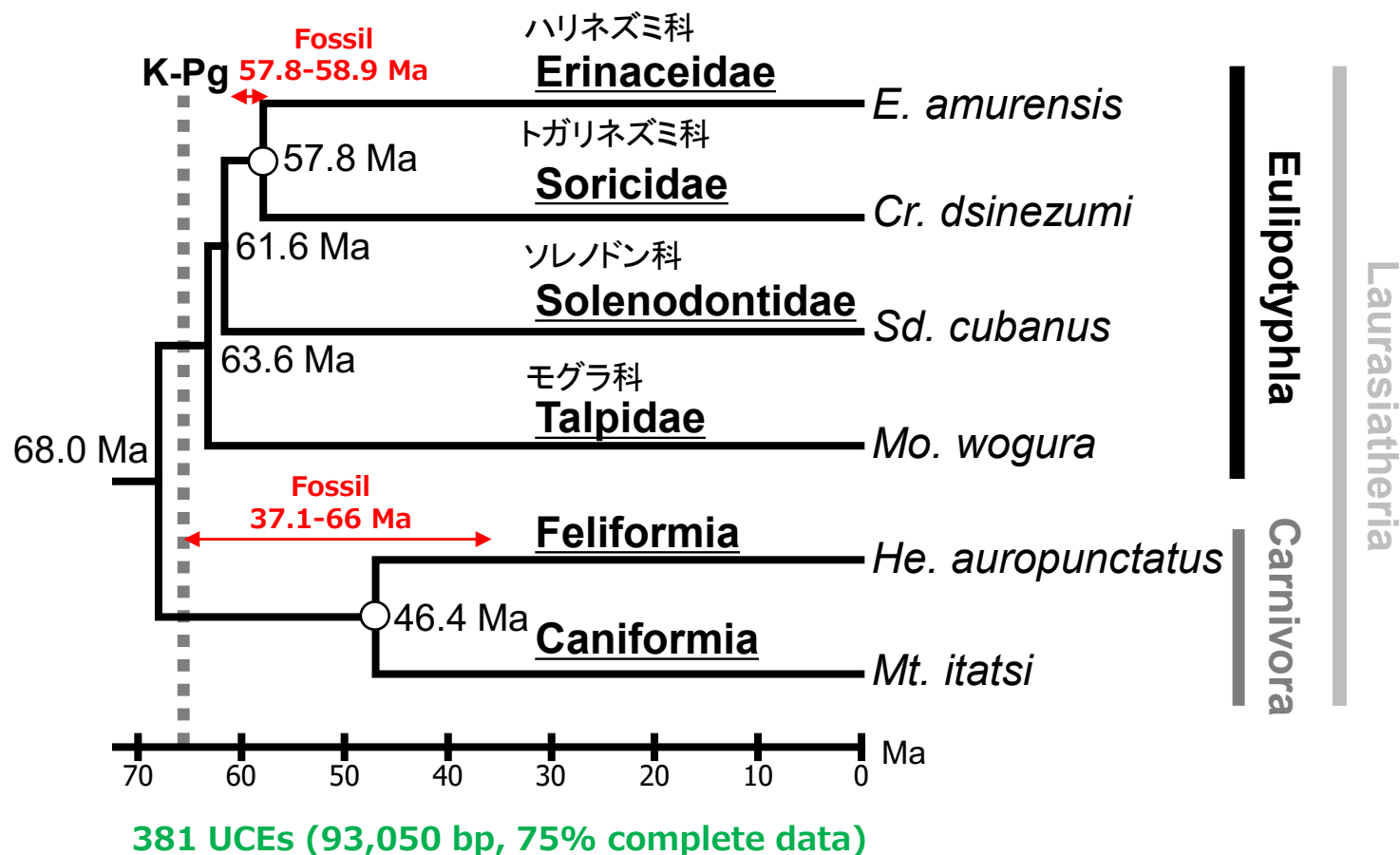
ハイチソレノドン

著作権・肖像権
により非公開

ユカタン半島への巨大隕石
の衝突＝恐竜の絶滅

進化速度の違いを考慮した分岐年代推定

~ RelTime ~



真無盲腸目のK-Pg境界以降の多様化

トガリネズミ類の分類と分布

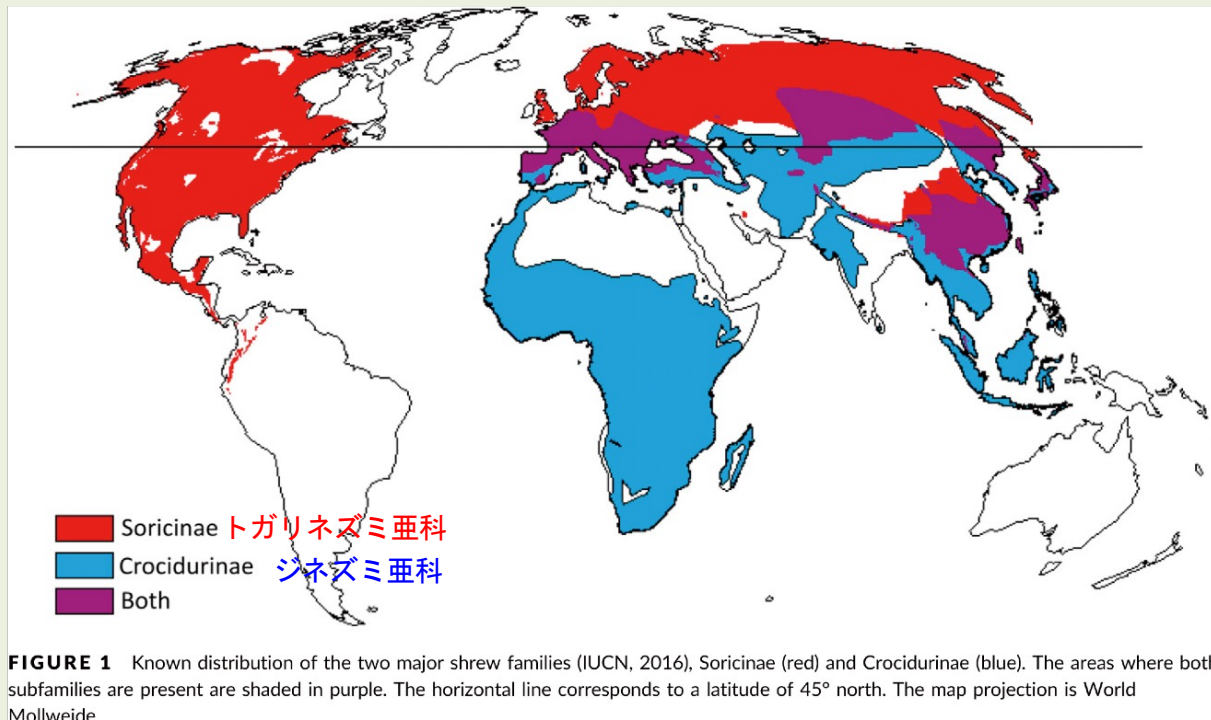
トガリネズミ科 Soricidae

Burgin et al. 2020

454 種 (4番目に大きい科)

1位 ネズミ科 1,383種
3位 ヒナコウモリ科 400種

3亜科 184 種 **トガリネズミ亜科** : 周極地域
 245 種 **ジネズミ亜科** : ユーラシア・アフリカの温帯-熱帯
 25 種 **モリジネズミ亜科** : アフリカ

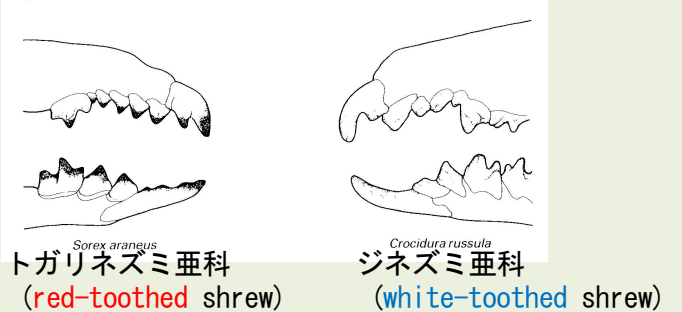


Neves et al. (2018)

エゾトガリネズミ (トガリネズミ亜科)



Figure 1.2 The anterior teeth of a red-toothed shrew (*Sorex araneus*) and a white-toothed shrew (*Crocidura russula*)



ワタセジネズミ (ジネズミ亜科)



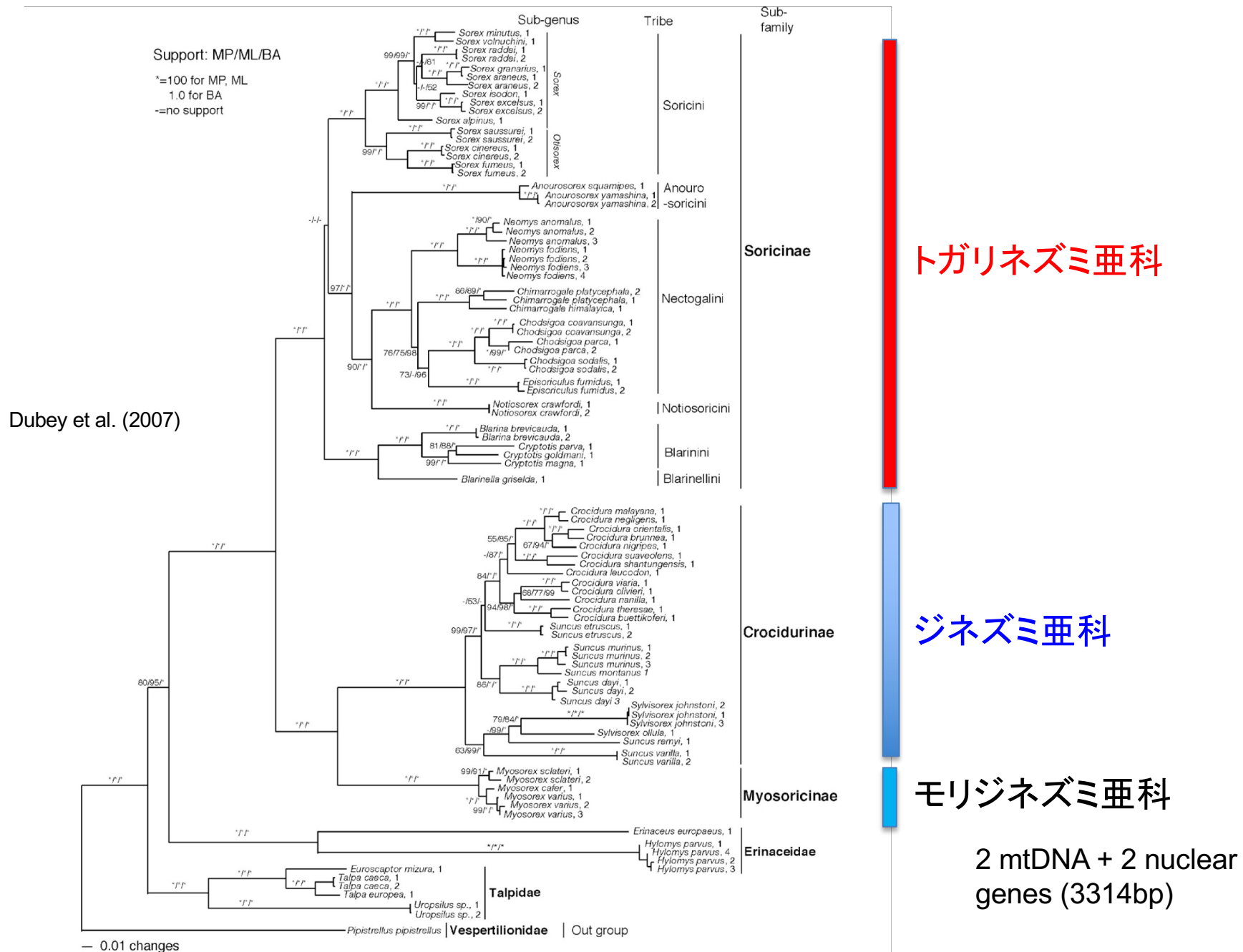


Fig. 1. Phylogeny of the 3314 bp analysed with maximum likelihood, using the TVM + G model of substitution and TBR branch swapping. Values in branches are supports, for the major branches for maximum parsimony (MP) and maximum likelihood (ML) analyses, and Bayesian posterior probabilities (BA). Specimens codes are as in Table 1.

トガリネズミ亜科とジネズミ亜科の生態・生理の違い

	トガリネズミ亜科	ジネズミ亜科
分布気候	冷涼	温暖
代謝率	高い(飢餓に弱い)	低い(飢餓に強い)
体温	高い 35-38.8度C	低い 34.2-34.8度C
繁殖開始	一般に冬を越してから性成熟	数十日で性成熟に達する場合もある
寿命	2年を超えることはない	やや長寿
産仔数	多い 4-8頭	少ない 1-7頭
餌	一般に小型無脊椎動物	小型無脊椎動物の他に植物質
社会性	単独 排他的行動が多い	単独 非排他的行動もしばしば観察

人為移動の有無

トガリネズミ亜科

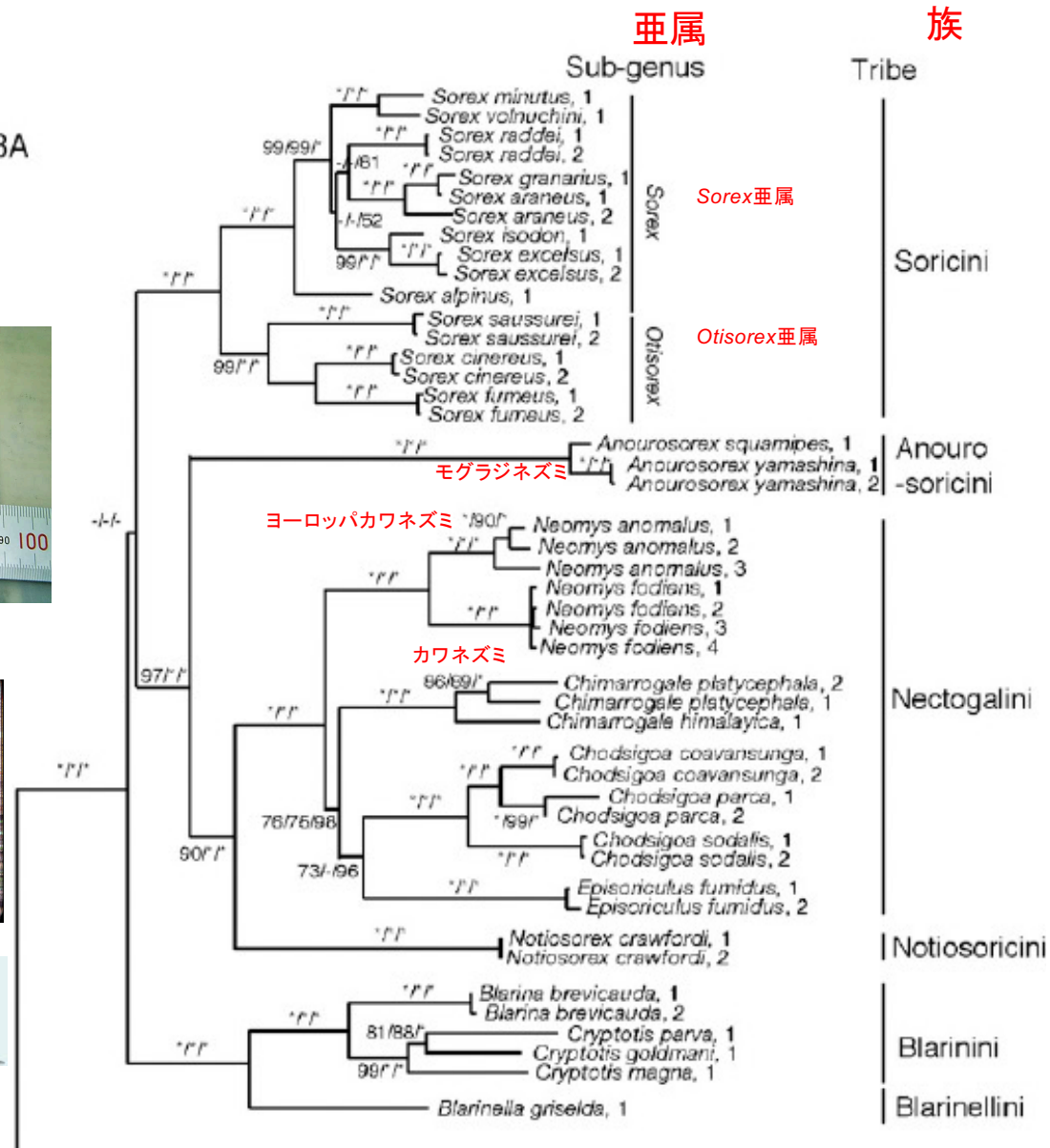
S. Dubey et al. / Molecular Phylogenetics and Evolution 44 (2007) 126–137

Support: MP/ML/BA

*=100 for MP, ML
1.0 for BA
-=no support



Blarinella quadraticauda



Sorex cinereus



Neomys anomalus



240 *Episoriculus fumidus*



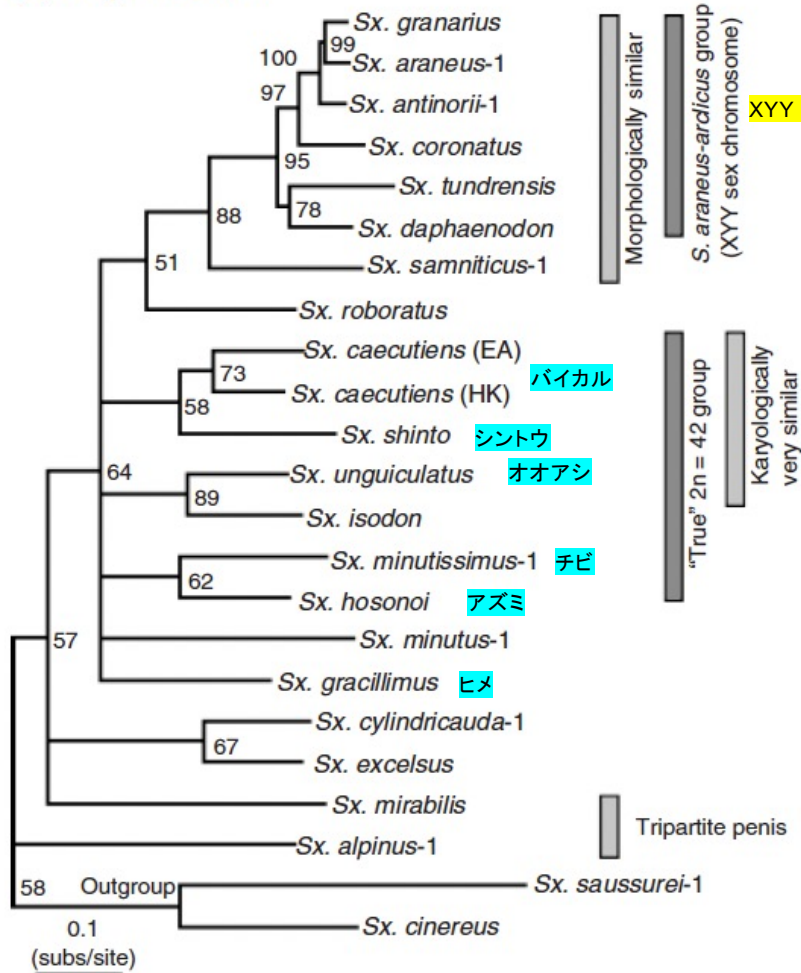
Notiosorex crawfordi

Sorex属の系統

ユーラシア

北米

(a) Subgenus *Sorex*



(b) Subgenus *Otisorex*

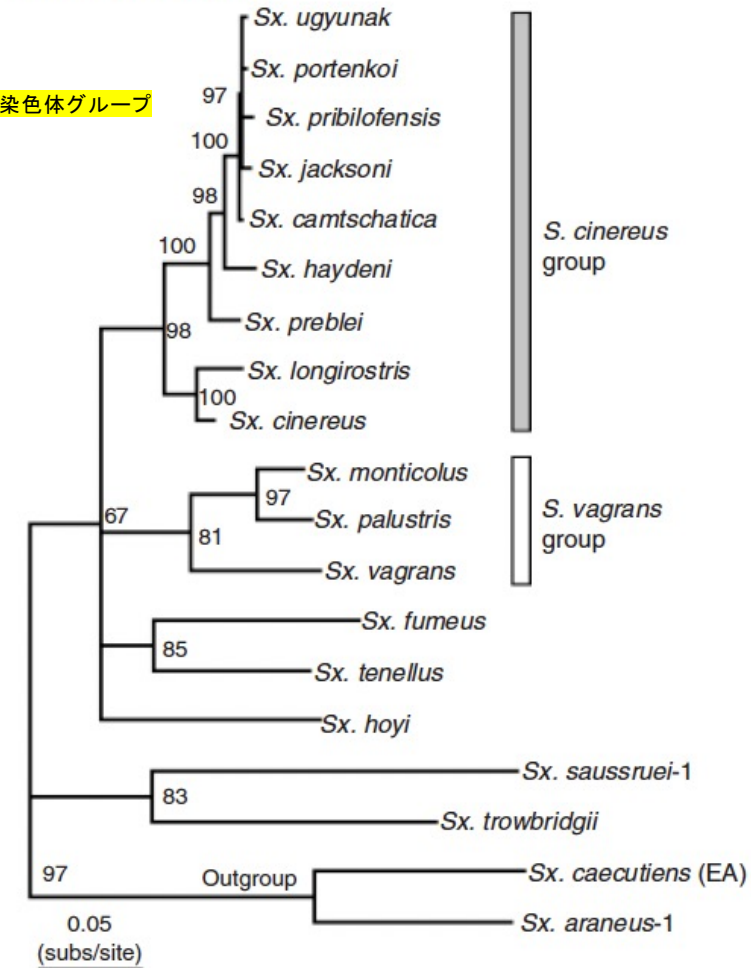
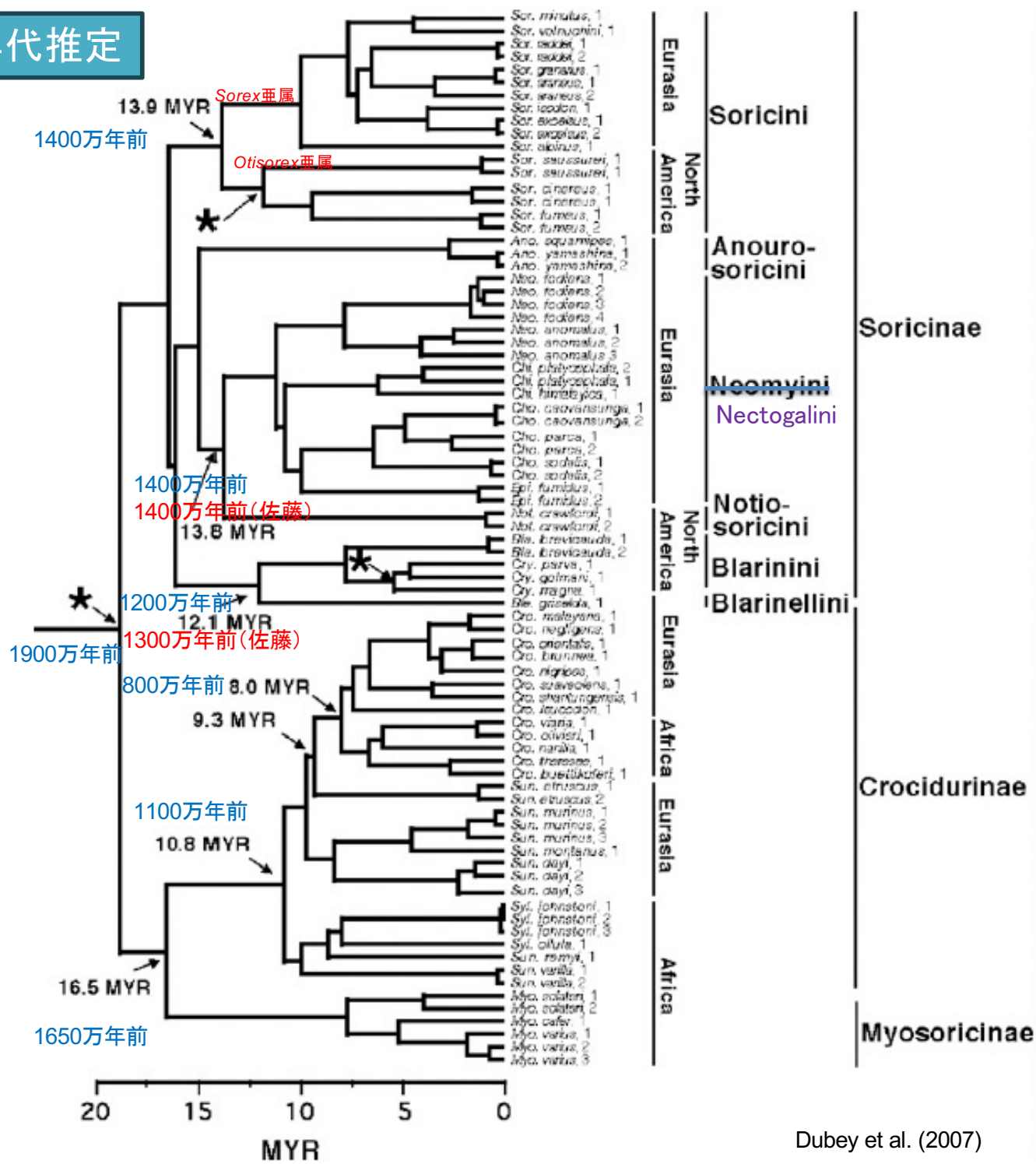


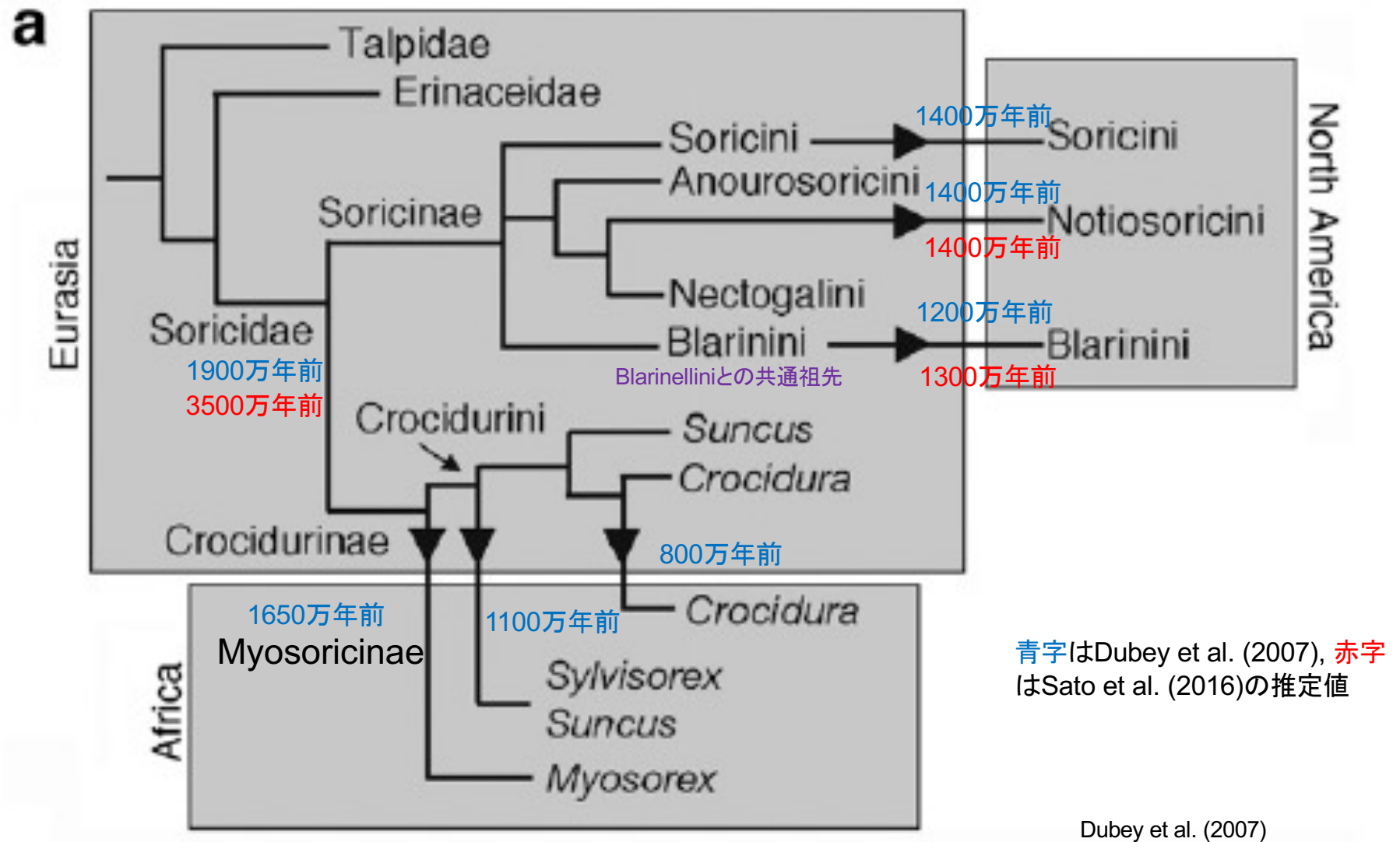
Figure 4 Maximum likelihood trees of the subgenera *Sorex* (a) and *Otisorex* (b) in the genus *Sorex* based on 1140 bp mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. The substitution model by Tamura & Nei (1993) with γ distribution (eight categories) and one invariable site was applied for the subgenus *Sorex* (a) and that by the general time-reversible model (Yang, 1994) with γ distribution (eight categories) and one invariable site for the subgenus *Otisorex* (b). Numbers near nodes are supporting values of the quartet-puzzling method (Strimmer & von Haeseler, 1996). See Supplementary Material Appendix S1 for abbreviation of species names and sampling locations.

分子時計による分岐年代推定

Sato et al. 2016によると
トガリネズミ亜科とジ
ネズミ亜科の分岐は
3500万年前



トガリネズミ科はユーラシア起源



トガリネズミ科の系統と生態型

餌資源
昆虫類、ムカデ、クモ、
その他節足動物
ミミズ、ナメクジ類
脊椎動物（齧歯類、魚類、
カエル、トカゲ）



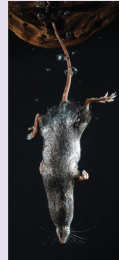
Nectogale elegans in China



Chimarrigale platycephala in Japan



Neomys fodiens in Europe



Sorex palustris in USA



Ruwenzorisorex suncoides in Africa

Aquatic = 半水棲

Epigeal = 地表活動性

Hypogeal = 地下活動性

Arid = 乾燥性

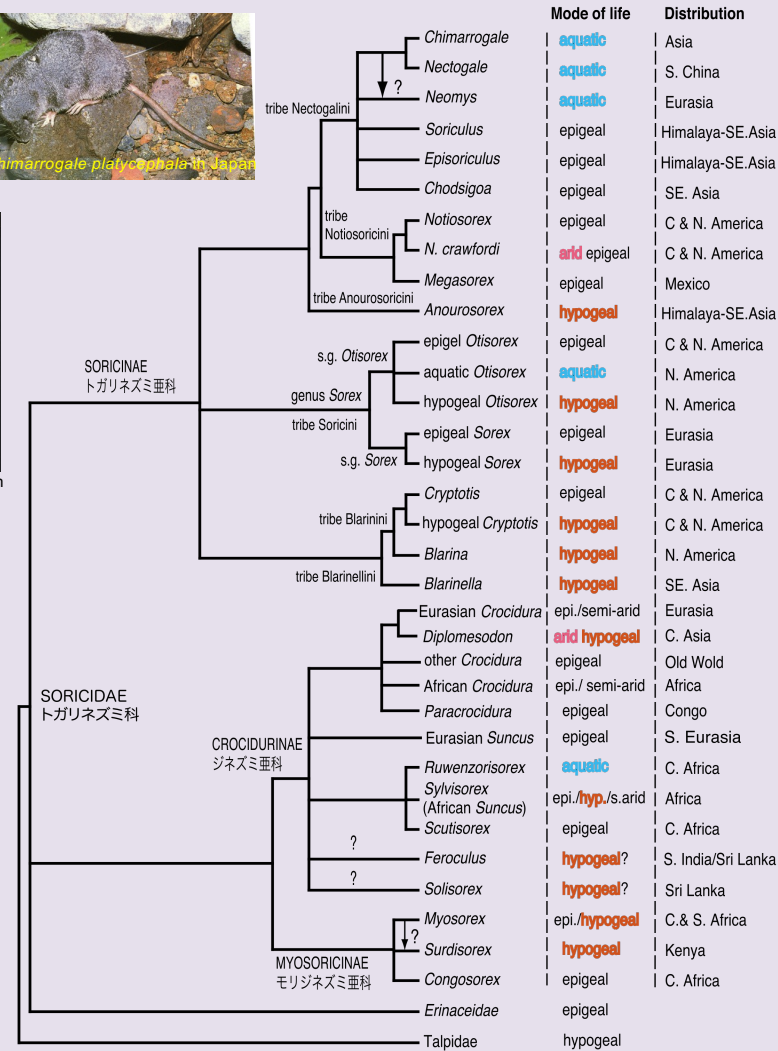
Semi-arid = 半乾燥性



Diplomesodon pulchellum in Central Asia



Desert shrew *Notiosorex crawfordi* in North America



Taiwanese mole shrew *Anourosorex yamashinai*



Blarina brevicauda in USA



Sorex cinereus in USA



Sorex unguiculatus in Japan



Crocidura russula



S. minutissimus in Finland



Hero shrew *Panversipitumia Sordisorex sordidus*



Caravaning of *Suncus murinus*



Sylvisorex howeli



Myosorex kibaulei



Suncus etruscus

Nectogalini族内では水性適応は何回進化？

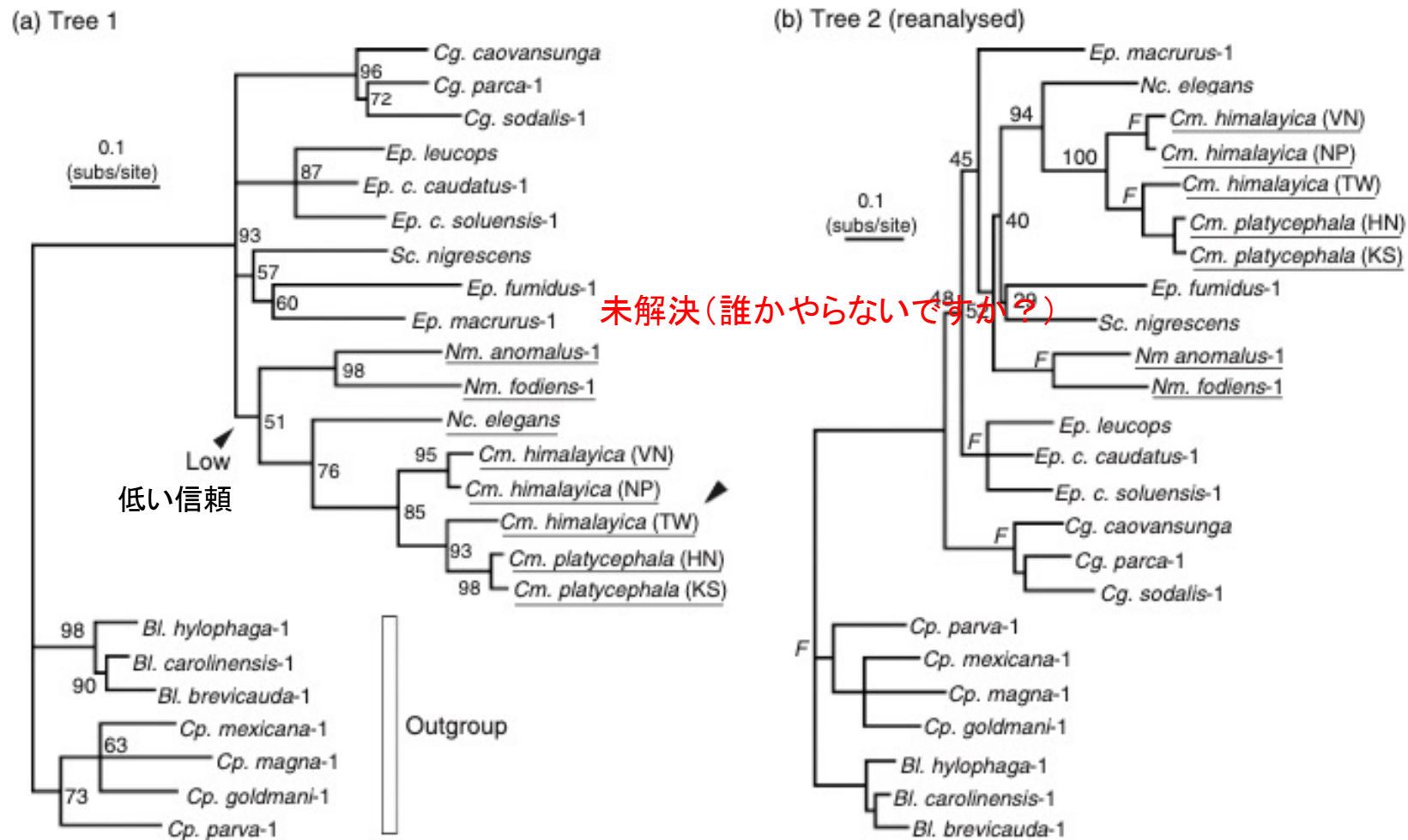


Figure 3 Maximum likelihood tree of tribe Neomyini based on 1140 bp mitochondrial cytochrome *b* gene sequences by Hasegawa *et al.*'s (1985) substitution model with γ distribution (eight categories). Numbers near nodes in tree 1 are supporting values of the quartet-puzzling method (Strimmer & von Haeseler, 1996). An exhaustive search for the maximum likelihood was conducted fixing topologies with nodes higher than 85% supporting values in tree 1 (a) and a new maximum likelihood tree was obtained (b). Numbers near nodes in tree 2 are bootstrap values of 10 000 replications. 'F' denotes a node of fixed topology. Underlined species names are semi-aquatic shrews. See Supplementary Material Appendix S1 for abbreviation of species names and sampling locations.

台湾産のは新種？

台湾産のカワネズミは新種らしい。

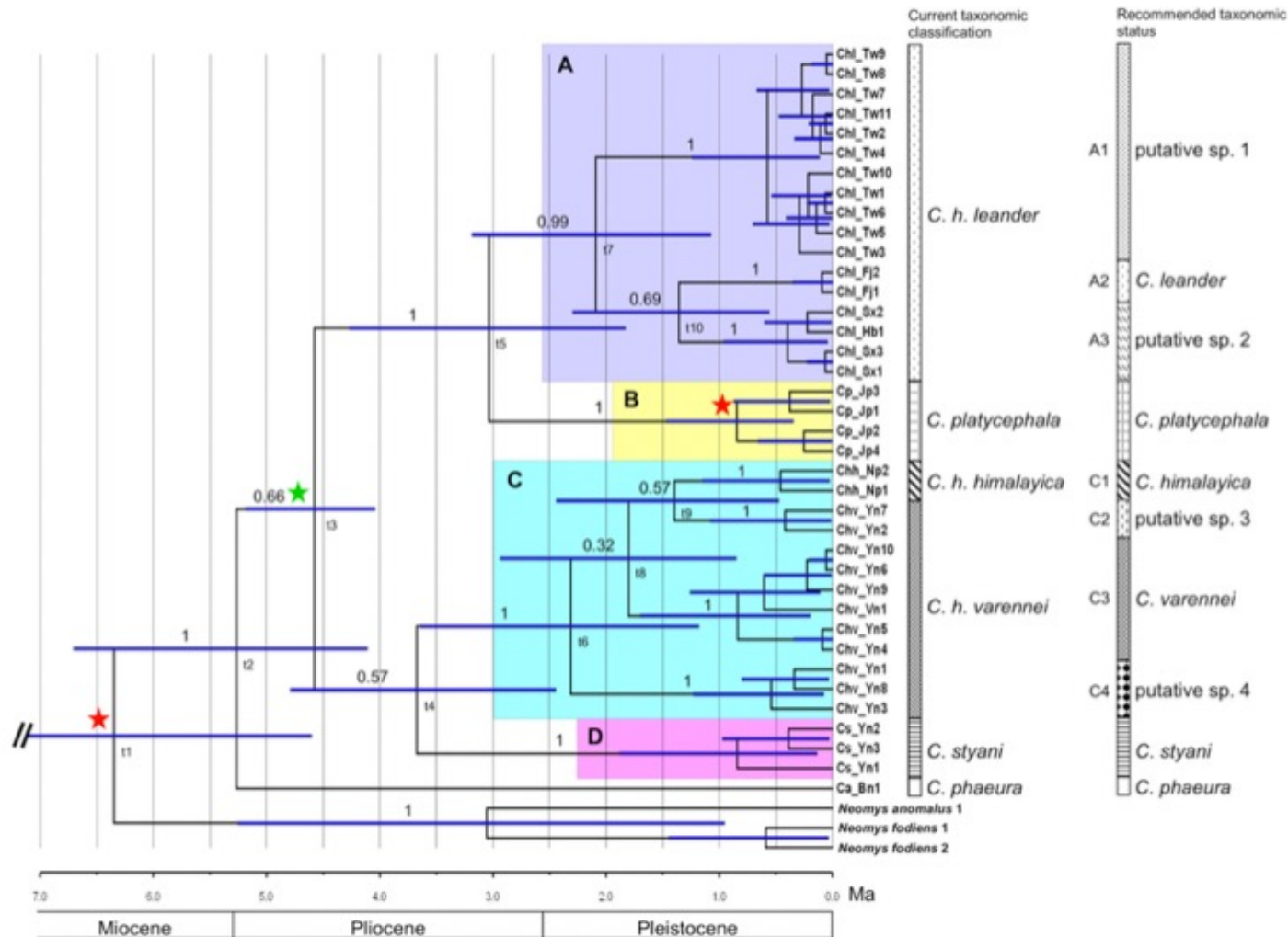


Figure 3. Bayesian phylogenetic results, with divergence time estimations. This is a fossil-calibrated chronogram of a Bayesian phylogenetic analysis, which was constructed from mitochondrial DNA cytochrome *b* sequences, with a relaxed molecular clock. Branch length indicates the time of divergence. Node bars indicate the 95% credible interval for node ages. Numbers above branches indicate the posterior probabilities supporting each node. Letters below the branch nodes indicate the node numbers correlated with Table 4. The four main clades are shaded with different colors (clades A to D). Red stars indicate fossil-calibrated nodes. The green star indicates the calibration for *Chimarrogale* living in China. Correlated Epochs and ages are shown. Current and recommended taxonomic statuses are also shown.

doi: 10.1371/journal.pone.0077156.g003

Yuan et al. (2013)

ちいさなトガリネズミ
(みやこしあきこ)

トガリネズミ科の中で、地表棲、半地下棲、水中
適応、乾燥化適応、超小型化が独立して何回も
起こっている

日本におけるトガリネズミ *Sorex* の分布

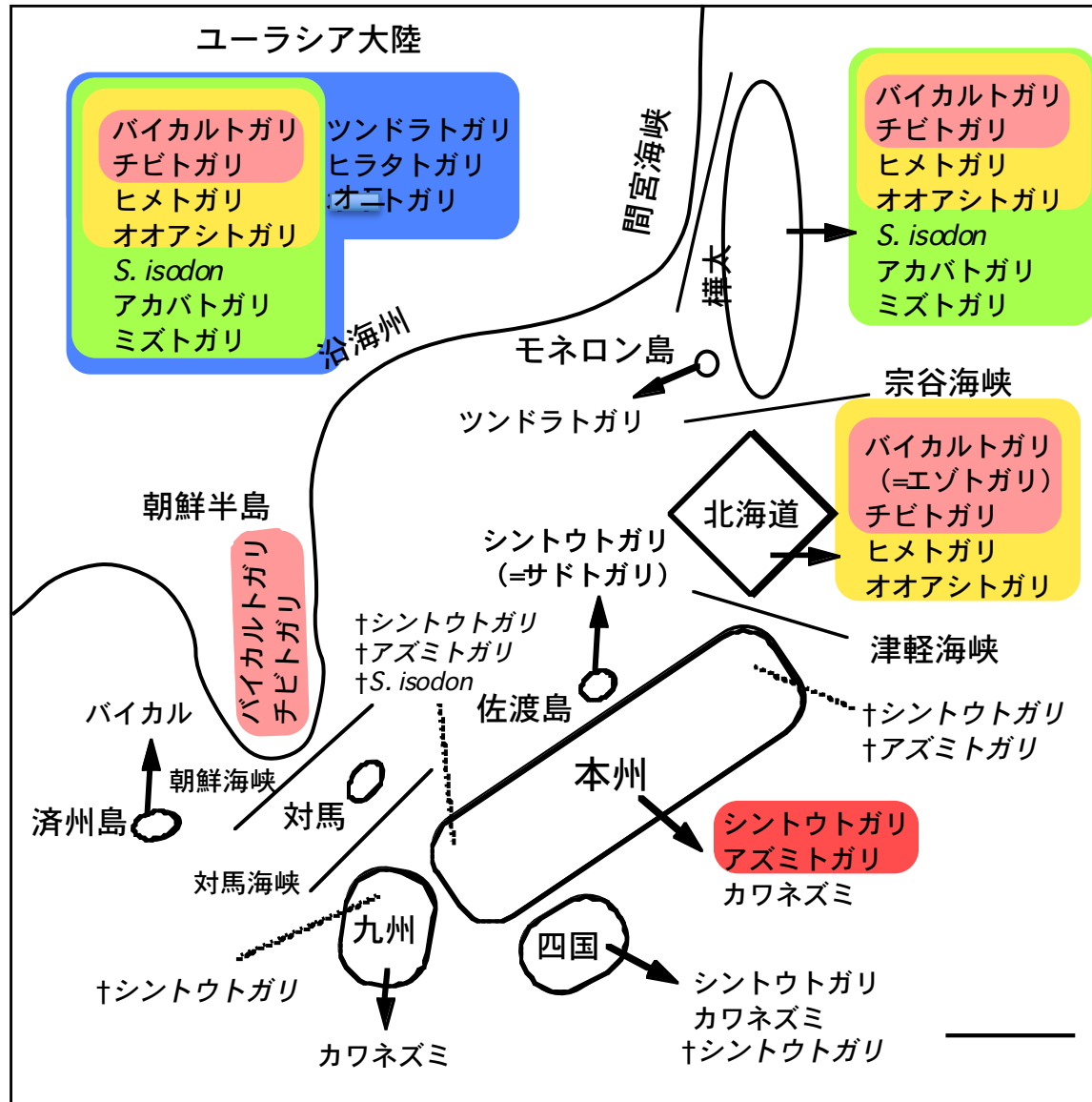
ユーラシアにおける共存しているトガリネズミ属 *Sorex* の種類数



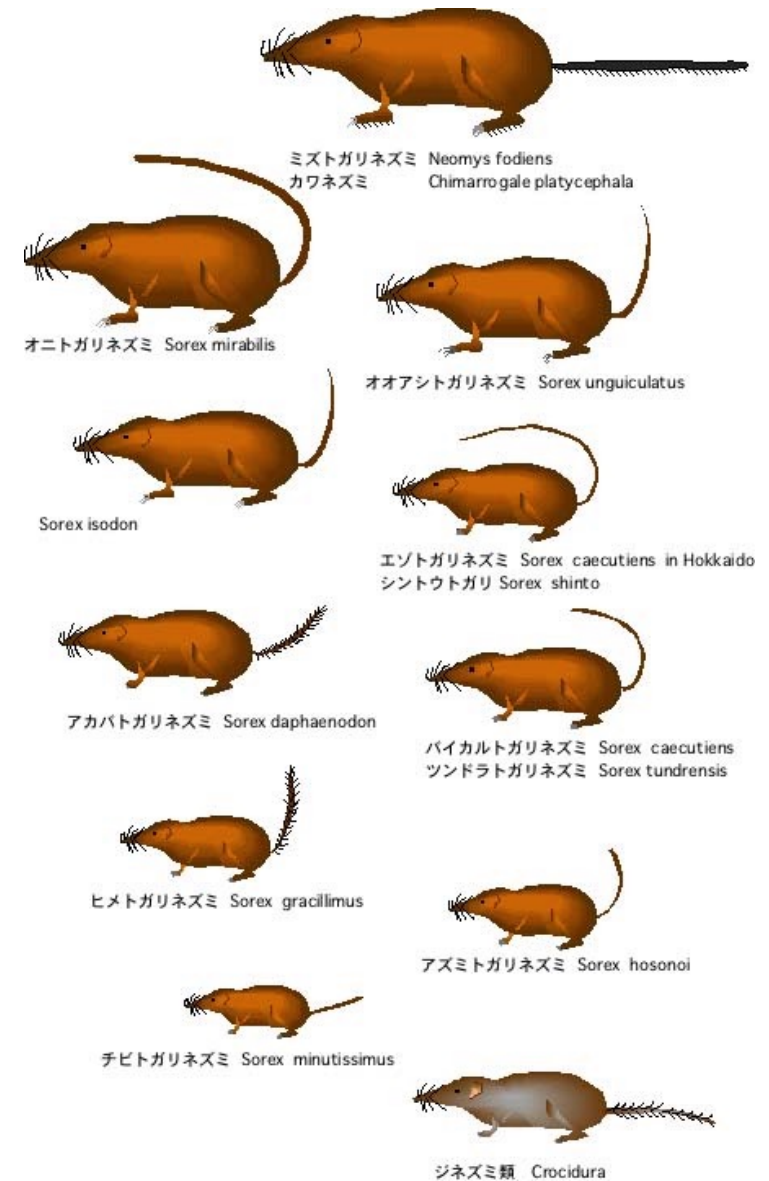
Dolgov (1985)

ユーラシアの中では北東アジアが種多様度が一番高い

北東アジアのトガリネズミ亜科



†比定された化石（中期更新世以降）



北方に行くに従って、また大陸に近いと種多様度が高い

日本列島に分布している*Sorex*の種は現在6種が知られているが、

オオアシトガリ、バイカルトガリ(エゾトガリ)、ヒメトガリ、チビトガリ(北海道)

シントウトガリ、アズミトガリ(本土)

1990年代まで、シントウトガリネズミ(*S. shinto*)とバイカルトガリ(*S. caecutiens*)の分類と分布は確定していなかった

1. そもそも*Sorex caecutiens*と*S. shinto*が同種かどうか、また別種とすればどこが境界線かわかっていなかった。
2. 本州のシントウトガリが*Sorex caecutiens shinto*とバイカルトガリの亜種とされたり、佐渡のトガリネズミが*S. sadonis*と独立種とされていたり混乱していた。
3. 更に韓国の済州島にもトガリネズミが発見され、本州や佐渡、四国のトガリネズミに似ていた

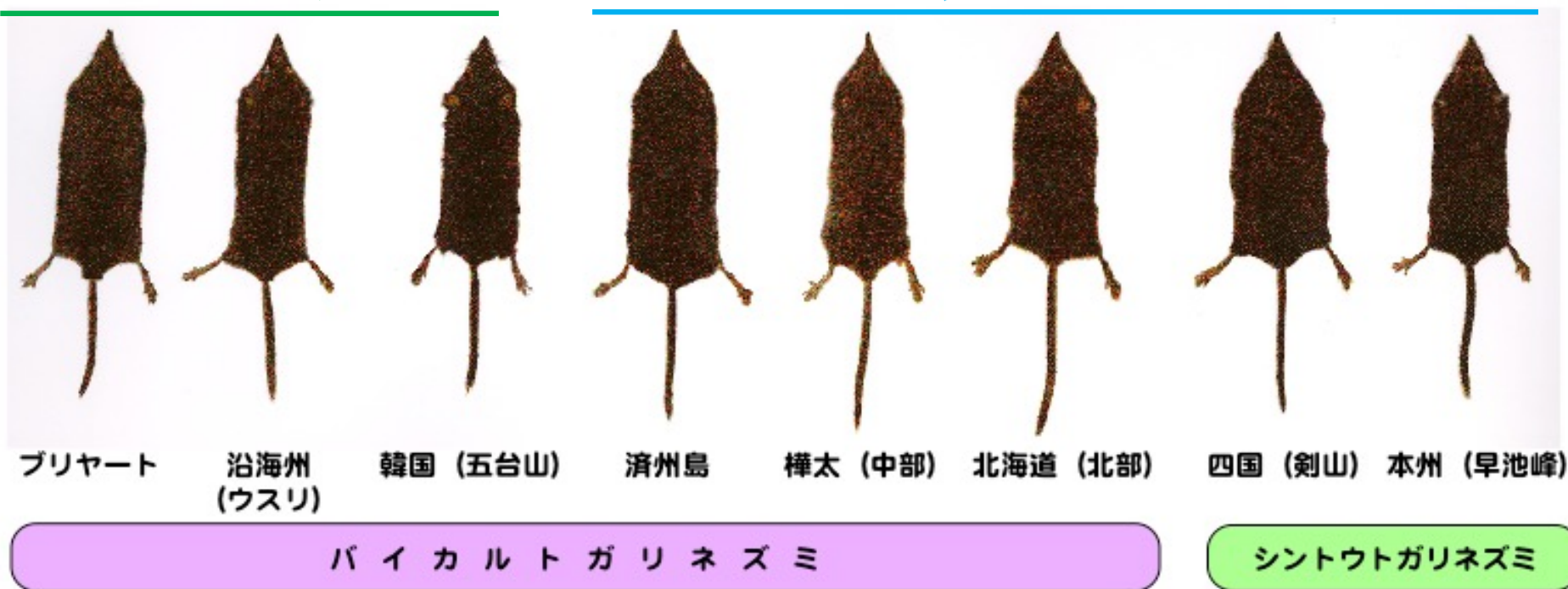
シントウトガリとバイカルトガリの形態的区別は難しい

体が大きい

体が大きい

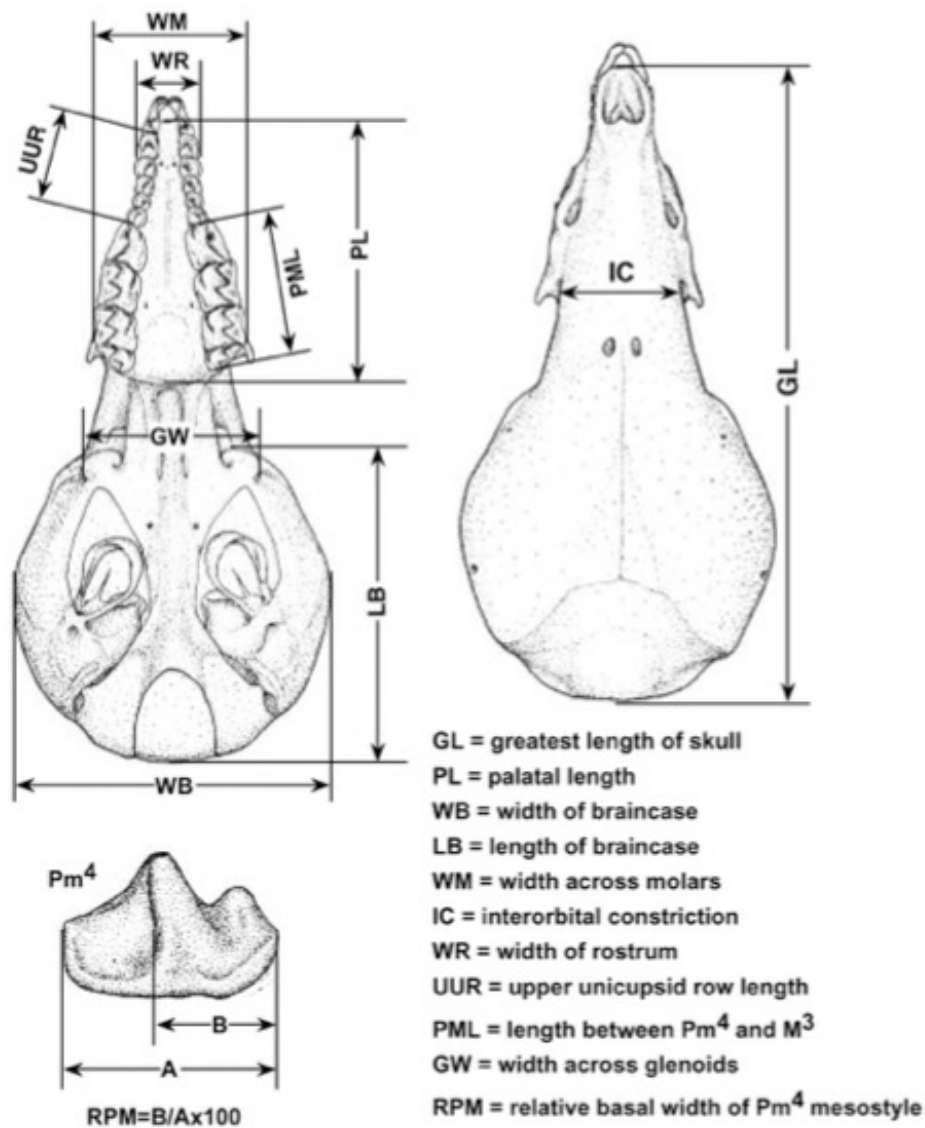
尾が短い

尾が長い



分類の混乱の理由はこの分類群内で、形態変異が複雑だったから

のっぺりした頭骨と単純化した歯列

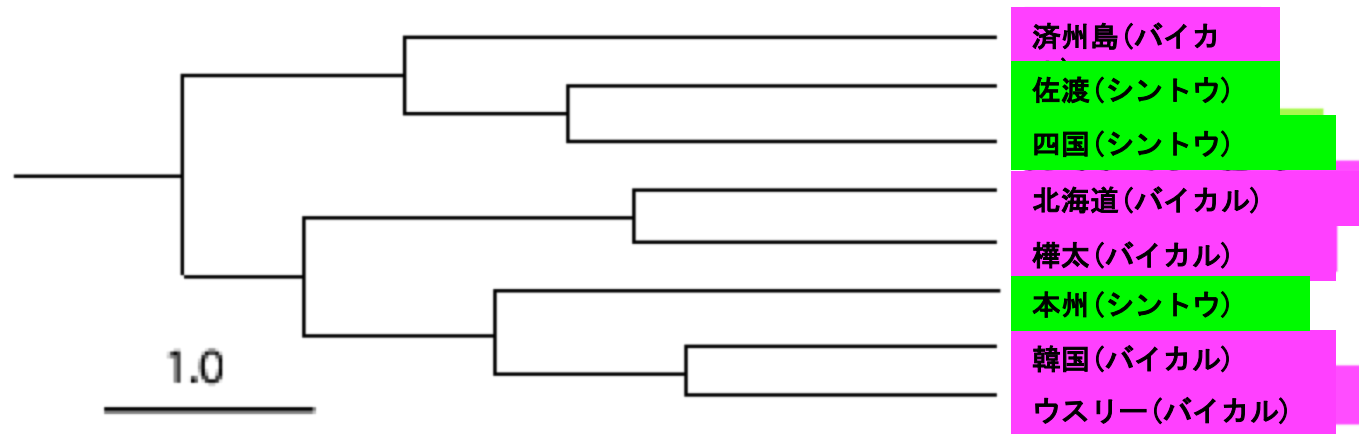


「頭が痛いんですよ」
 「これはどうでしょう？ バッサリン、エキセ
 ドリン、ノーシン、、、まあ、どれも同じよ
 うなものですよ」
 「これ、なんですか？」

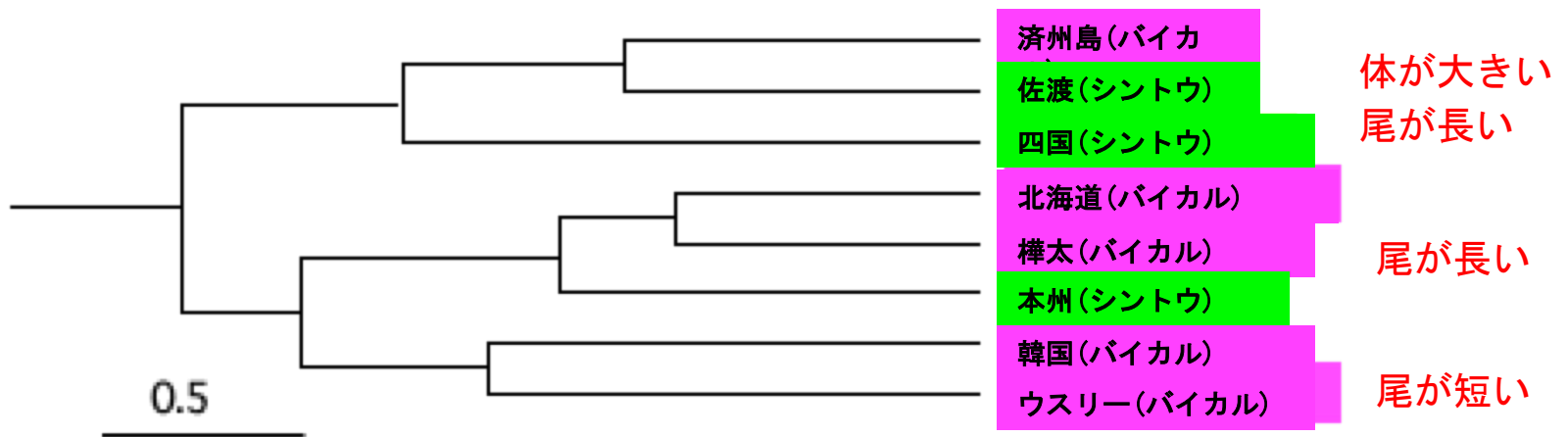
クラスター分析

シントウトガリとバイカルトガリの
形態的区別は難しい（後にPM4の非
計測的計測が良いメルクマールだと
わかった）

A. 頭骨計測値



B. 外部計測値



Sc: バイカル

Ss: シントウ

Ward method

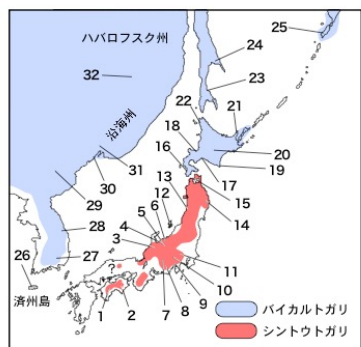
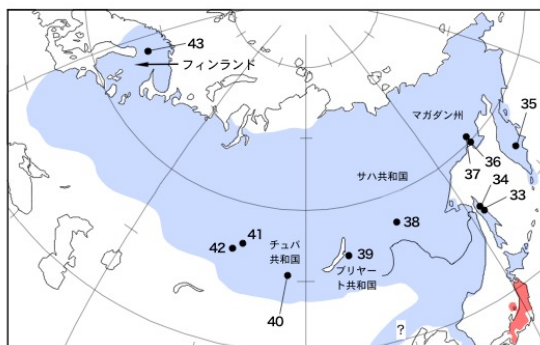
誤報を出してしまった
すみません

2000年2月5日
読売新聞夕刊

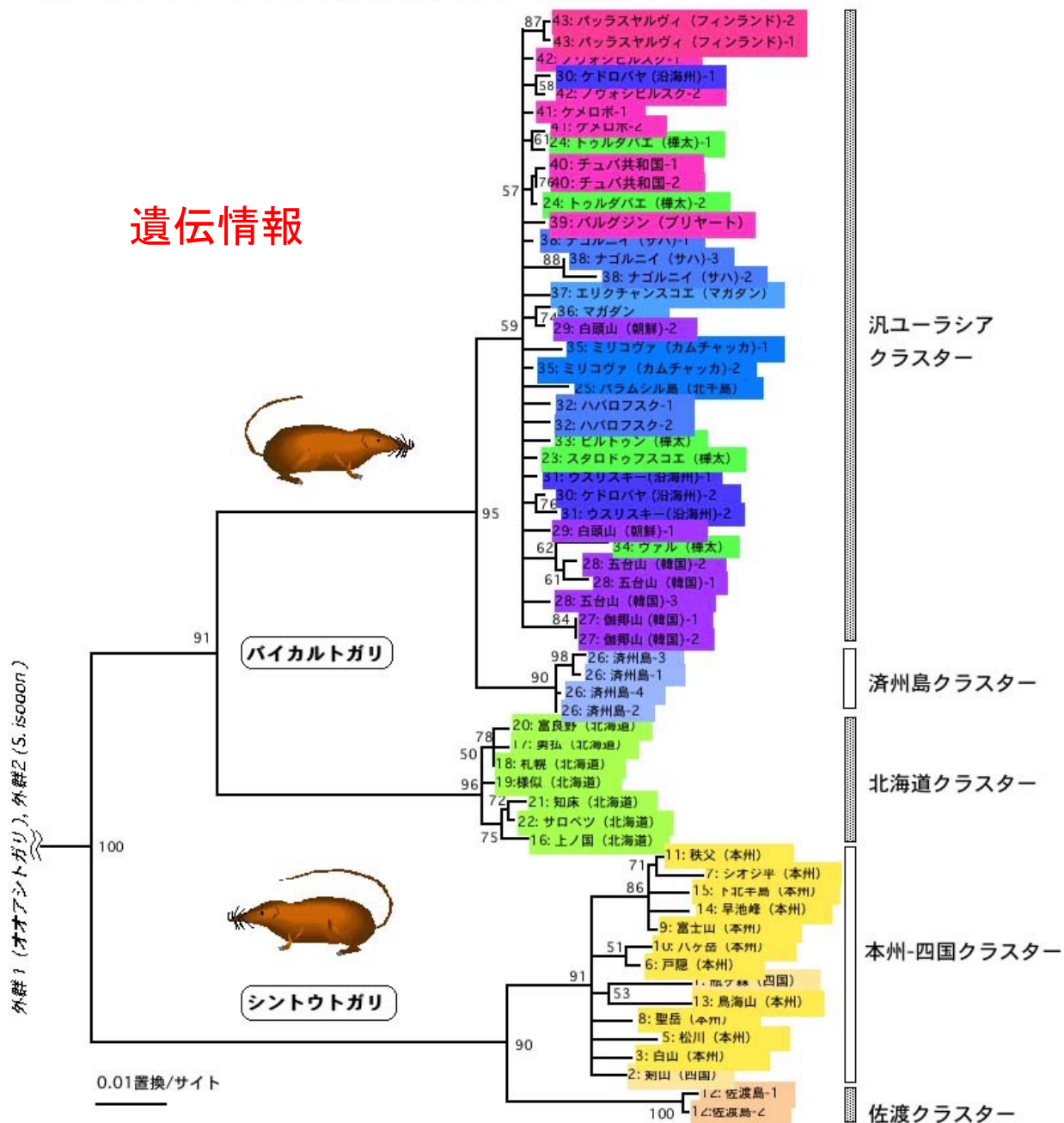
シントウ／バイカルトガリネズミグループの系統

Ohdachi et al. (2003)より

A. ミトコンドリア・シトクロムb遺伝子に基づく系統樹



遺伝情報



B. 核DNA (PFLP) による系統関係

Original investigation

Morphological relationships among populations in the *Sorex caecutiens/shinto* group (Eulipotyphla, Soricidae) in East Asia, with a description of a new subspecies from Cheju Island, Korea

By S.D. Ohdachi, H. Abe, H.S. Oh and S.H. Han

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan; Department of Science Education, Cheju National University, Jeju, Republic of Korea; and Asiatic Black Bear Management Team, National Parks Authority, Republic of Korea

Receipt of Ms. 14.9.2004
Acceptance of Ms. 6.6.2005

濟州島のトガリネズミはバイカルトガリネズミの亜種
*Sorex caecutiens hallamontanus*として新記載

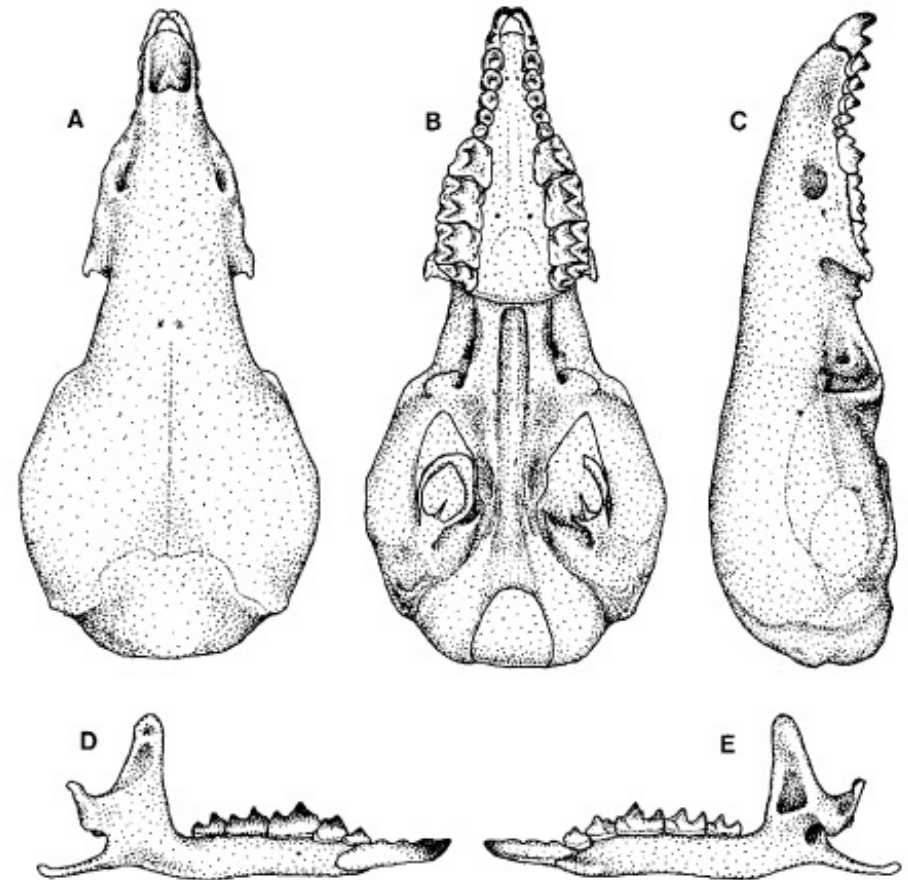
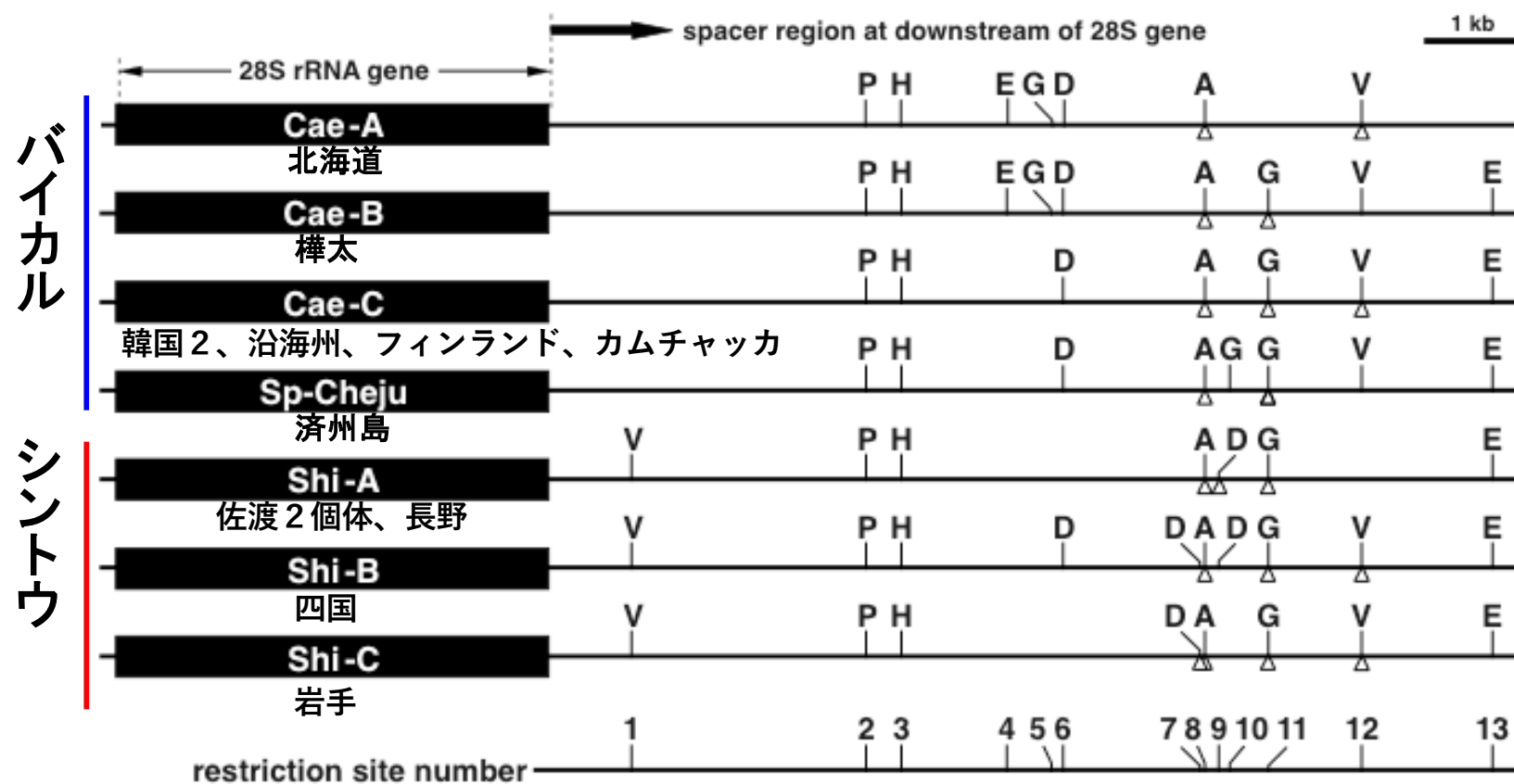


Fig. 6. Cranium and right mandible of *Sorex caecutiens hallamontanus*, ssp. nov., Collection number, SO-99/10/13-3; age, subadult; sex, male. A, dorsal view; B, ventral view; C, D, lateral views; E, lingual side view.

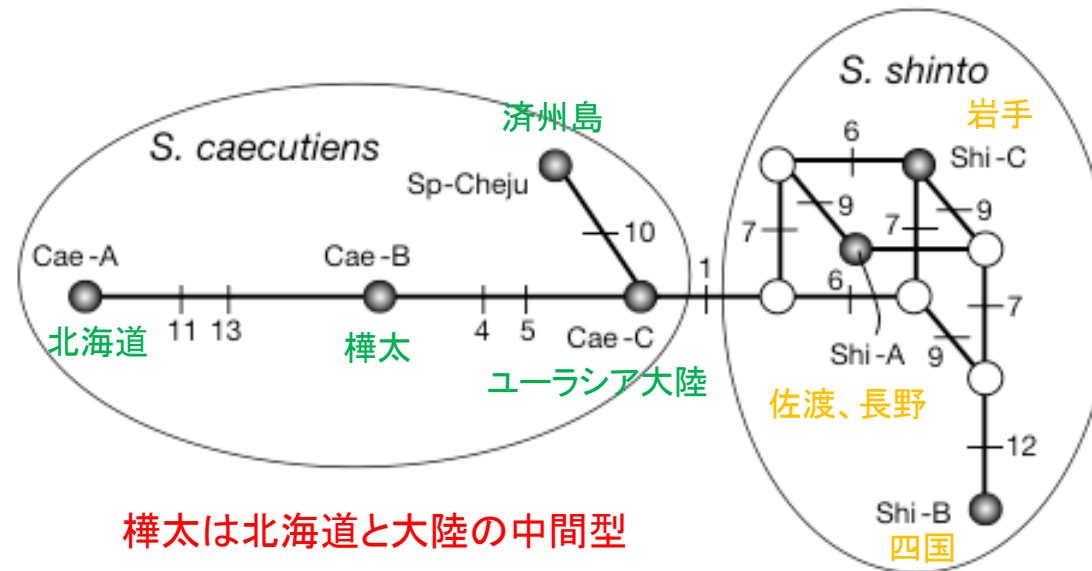
核rDNA RFLP分析



Naitoh et al. (2005)

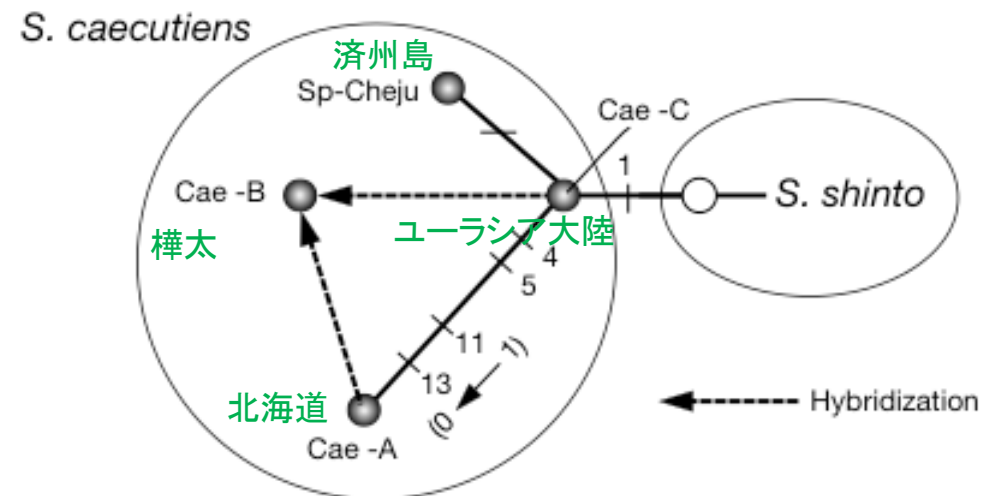
Fig. 2 Naitoh et al.

A. parsimonious network



樺太は北海道と大陸の中間型

B. network with hybridization



Naitoh et al. (2005)

分類的に解決

北海道、樺太、ユーラシア大陸、済州島
バイカルトガリ *Sorex caecutiens*

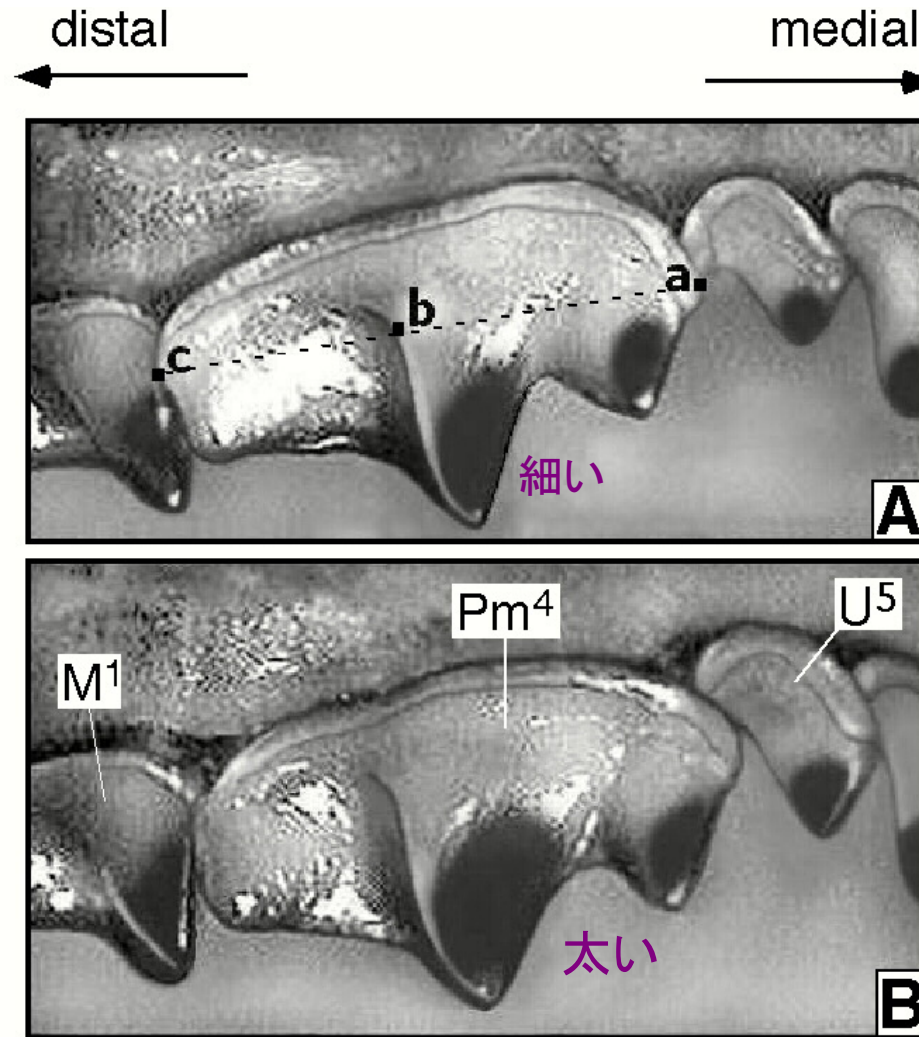
本州、四国、佐渡
シントウトガリ *Sorex shinto*

津軽海峡と朝鮮海峡が境界線

オオアシトガリ、バイカルトガリ(エゾトガリ)、ヒメトガリ、チビトガリ(北海道)

シントウトガリ(本州、四国、佐渡)、アズミトガリ(本州)

エゾトガリ(バイカルトガリの北海道個体群)とシントウの形態の違い



S. shinto

S. caecutiens
in **Hokkaido**

Dokuchaev et al. 1999

2.北海道産トガリネズミ類の系統地理学



北海道に住むトガリネズミ類

北海道産4種のトガリネズミ

大きさの比較

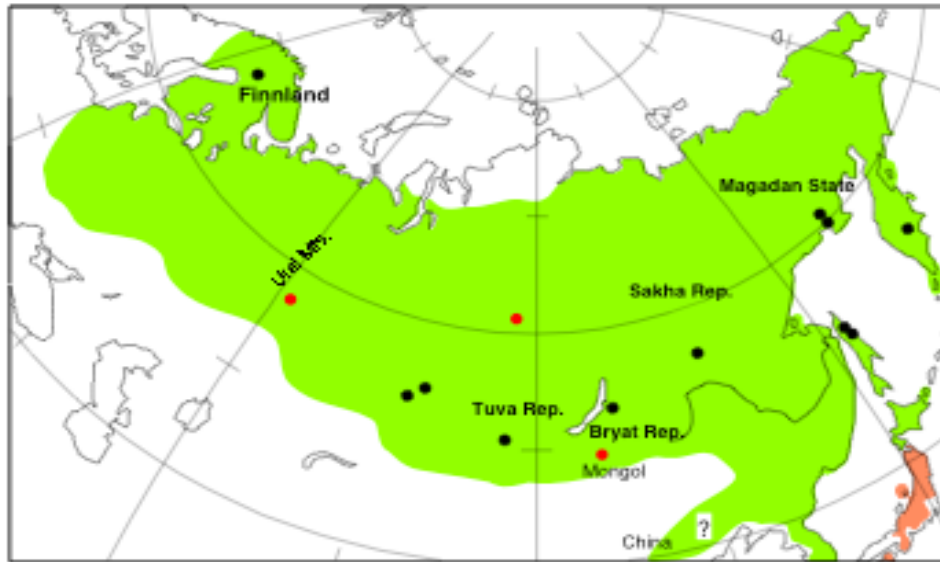


写真：河原淳

旧北区、全北区種

本州と北海道—ユーラシアという姉妹種の分布も共通

A シントウ/バイカルトガリ・グループ



バイカルトガリ(エゾガリ)



バイカルトガリネズミ
シントウガリネズミ

B. アズミ/チビトガリ・グループ

● not analysed yet ● already analysed

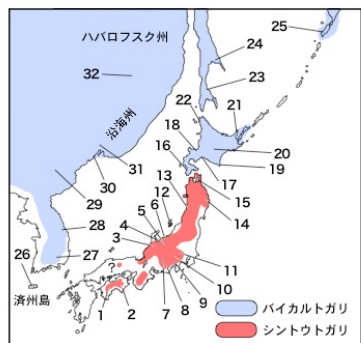


チビトガリ



アズミトガリネズミ

シントウ／バイカルトガリネズミグループの系統



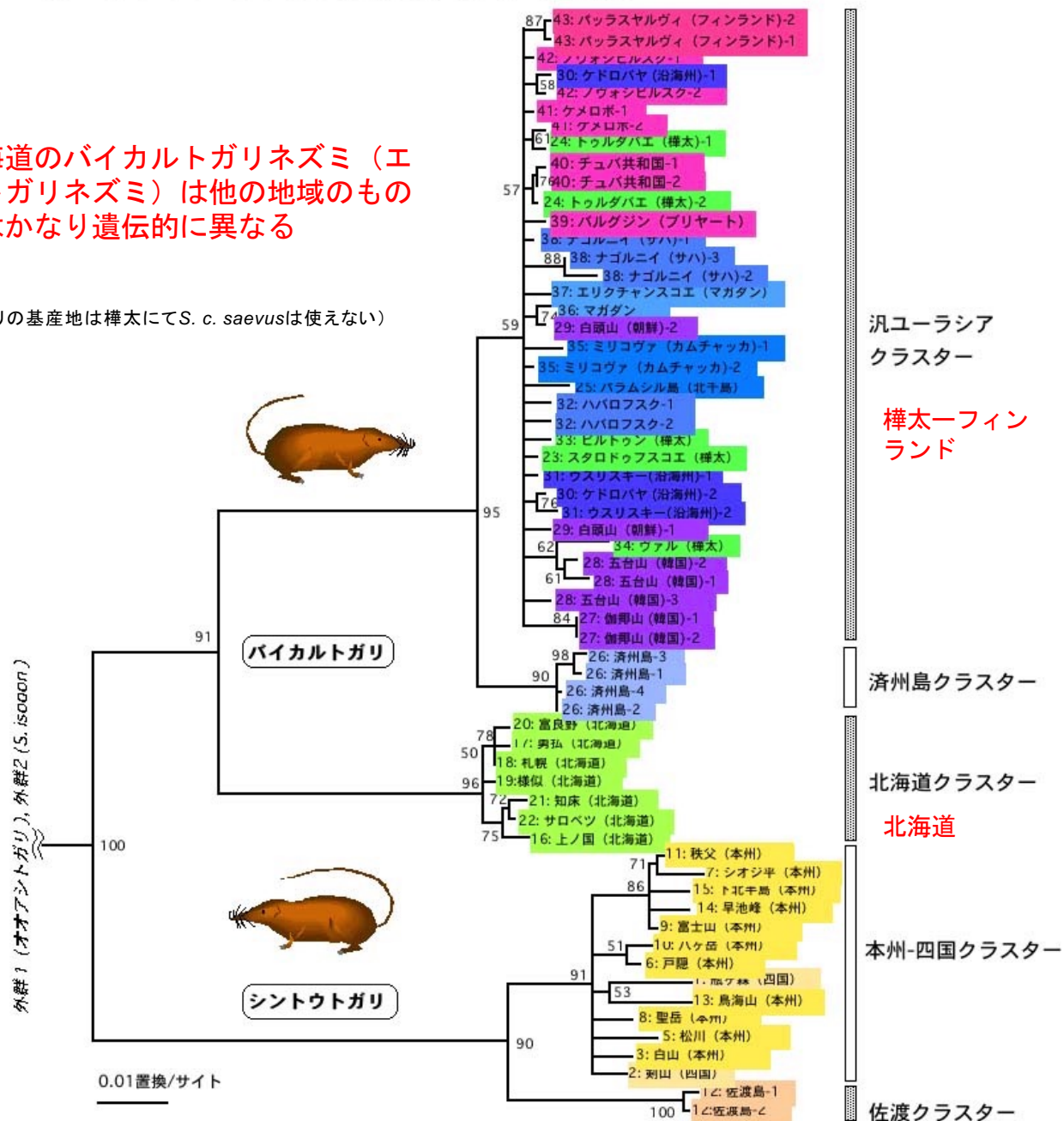
北海道では**早期にバイカルトガリ**が現れた。
大陸ではほとんど遺伝的変異がない。



A. ミトコンドリア・チトクロムb遺伝子に基づく系統樹

北海道のバイカルトガリネズミ（エゾトガリネズミ）は他の地域のものとはかなり遺伝的に異なる

（亜種エゾトガリの基産地は樺太にて *S. c. saevus* は使えない）



チビトガリネズミの種内系統



モンゴルで捕獲したチビトガリ



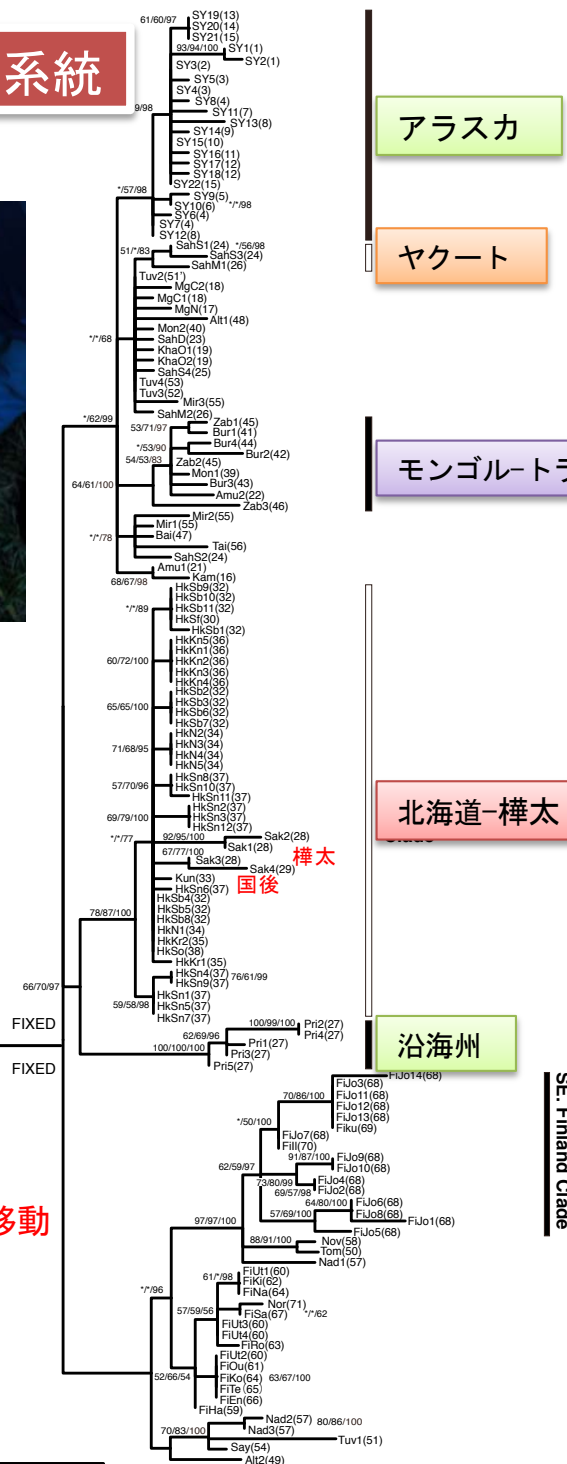
S. hosonoi // FIXED

北海道には樺太経由で最終氷期に移動

Ohdachi et al. (2012)

Cytb 960-1140bp

0.01(substitutions/site)



東シベリア-アラスカ

アラスカへは東シベリアから最近渡った

海洋性北東アジア

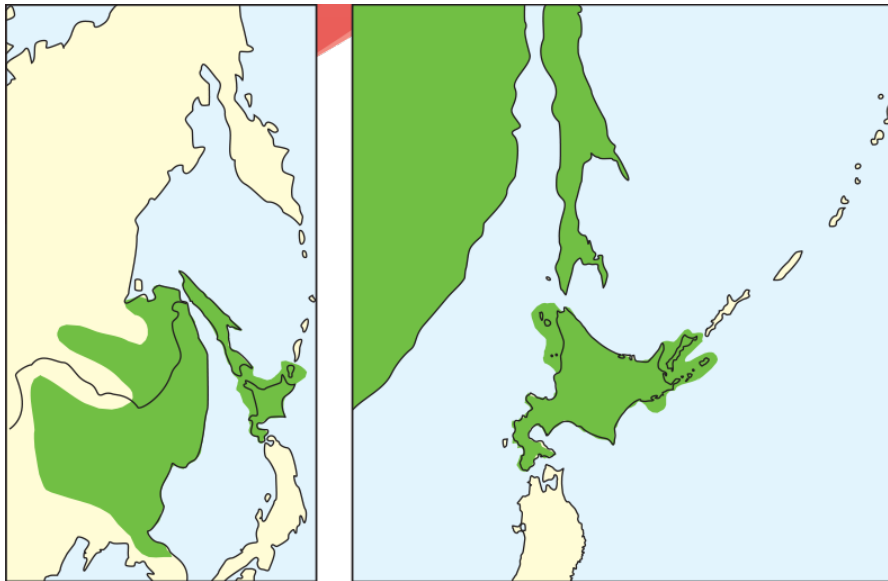
北海道と国後、樺太の個体群は遺伝的に区別できない

西ユーラシア

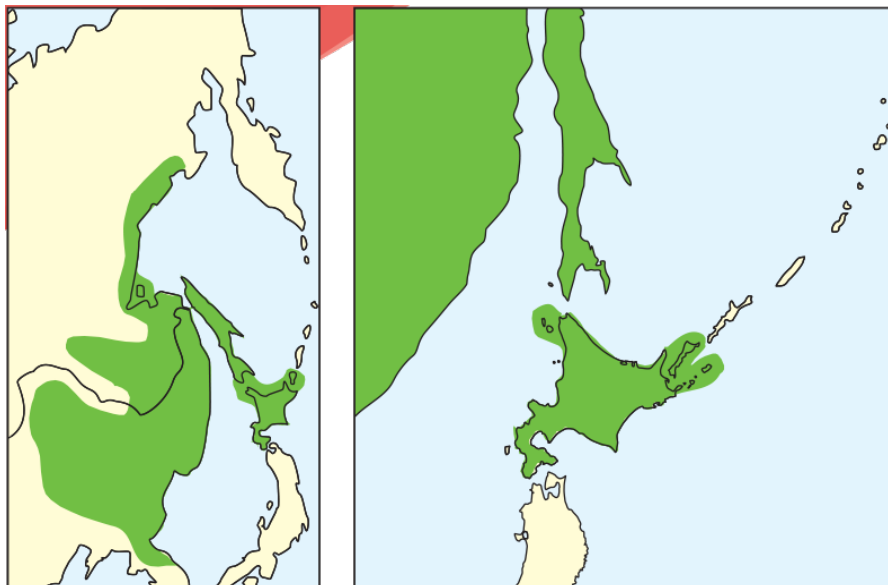
西ユーラシアの遺伝的多様性は高い！

オオアシトガリネズミ

北東アジア特産種



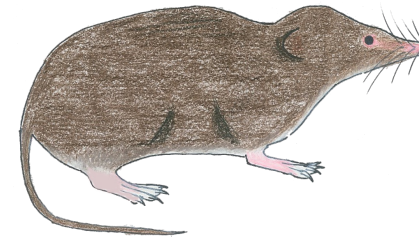
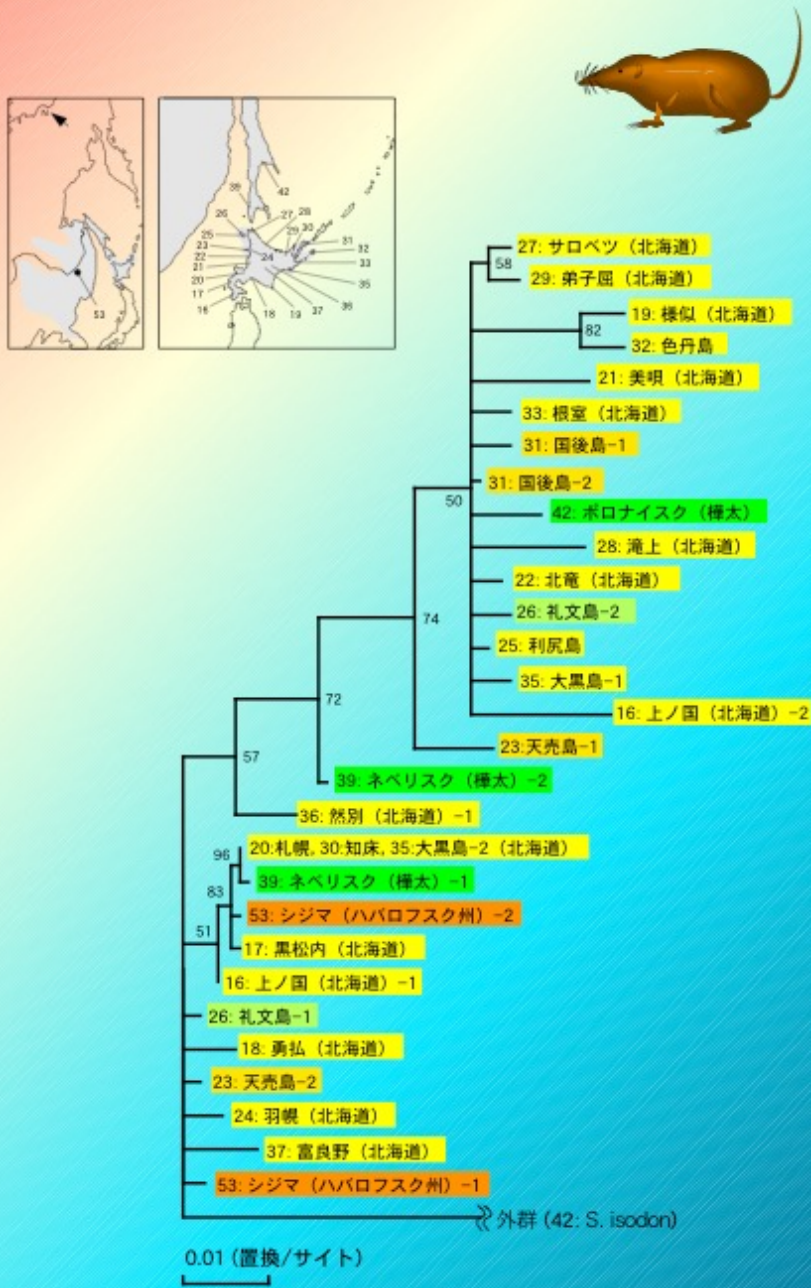
ヒメトガリネズミ



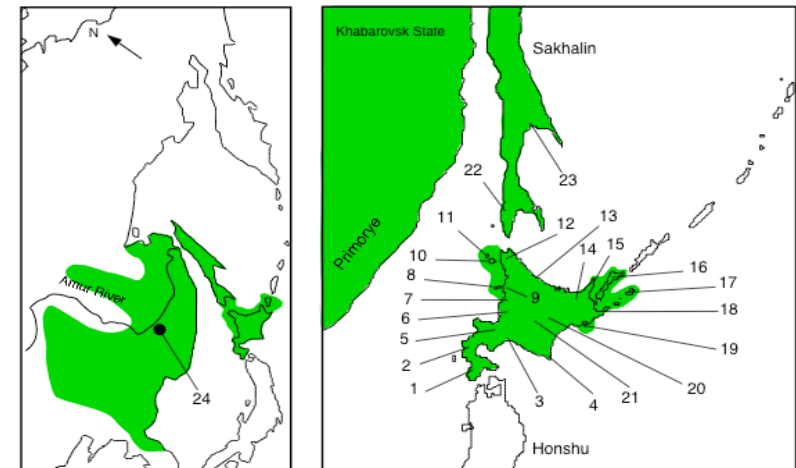
北東アジア固有種

オオアシトガリの種内系統

ミトコンドリア・シトクロムb遺伝子 (1140塩基) による最尤系統樹



A. *Sorex unguiculatus* (long-clawed shrew)

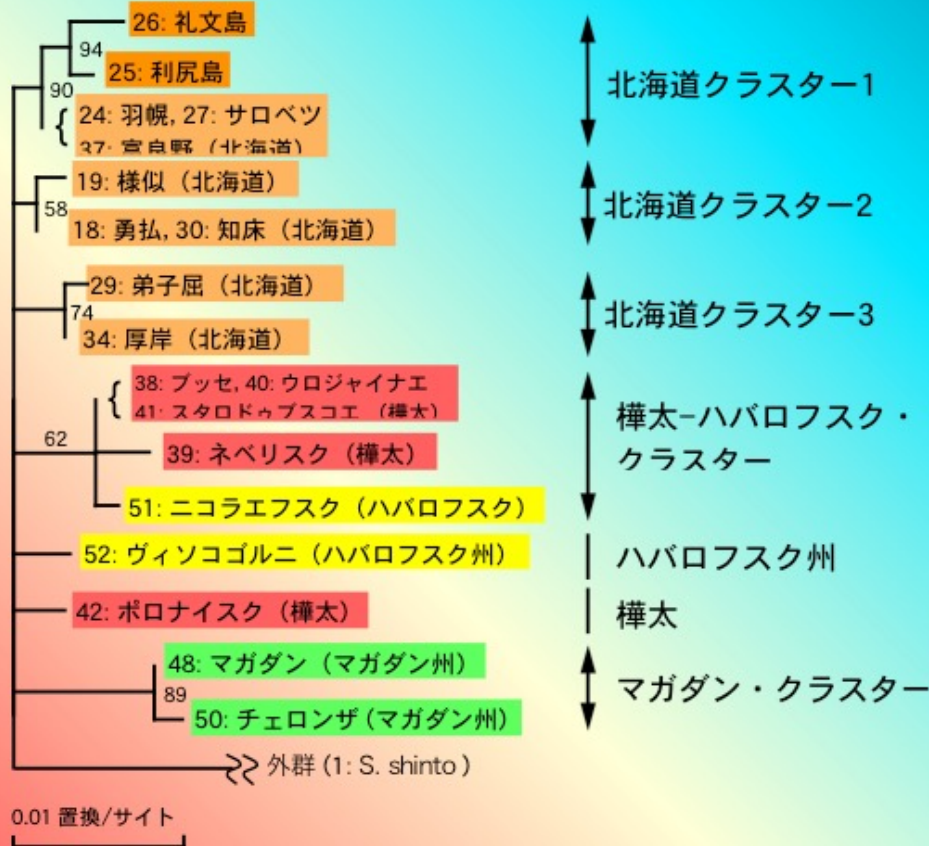
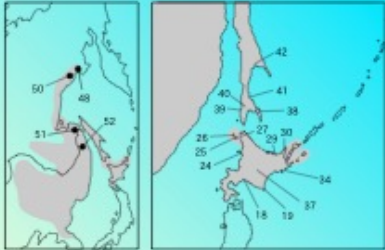


オオアシでは地理的な遺伝分化がないことからごく最近に分布を拡大した。

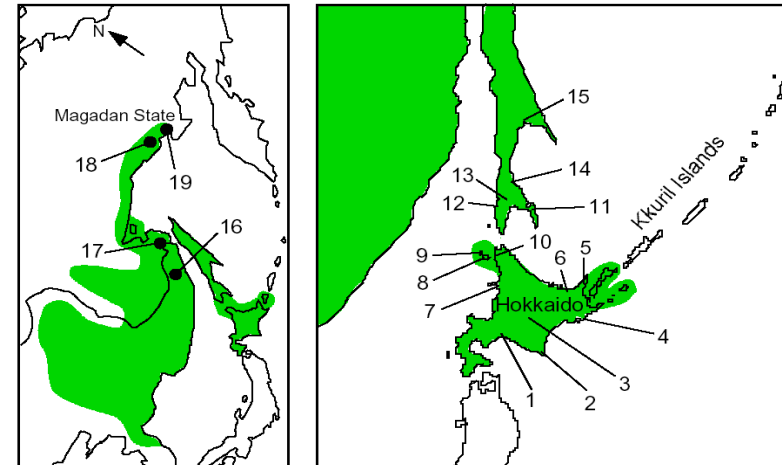
北東アジア固有種

ヒメトガリの種内系統

ミトコンドリア・チトクロムb遺伝子 (630塩基) による最尤系統樹

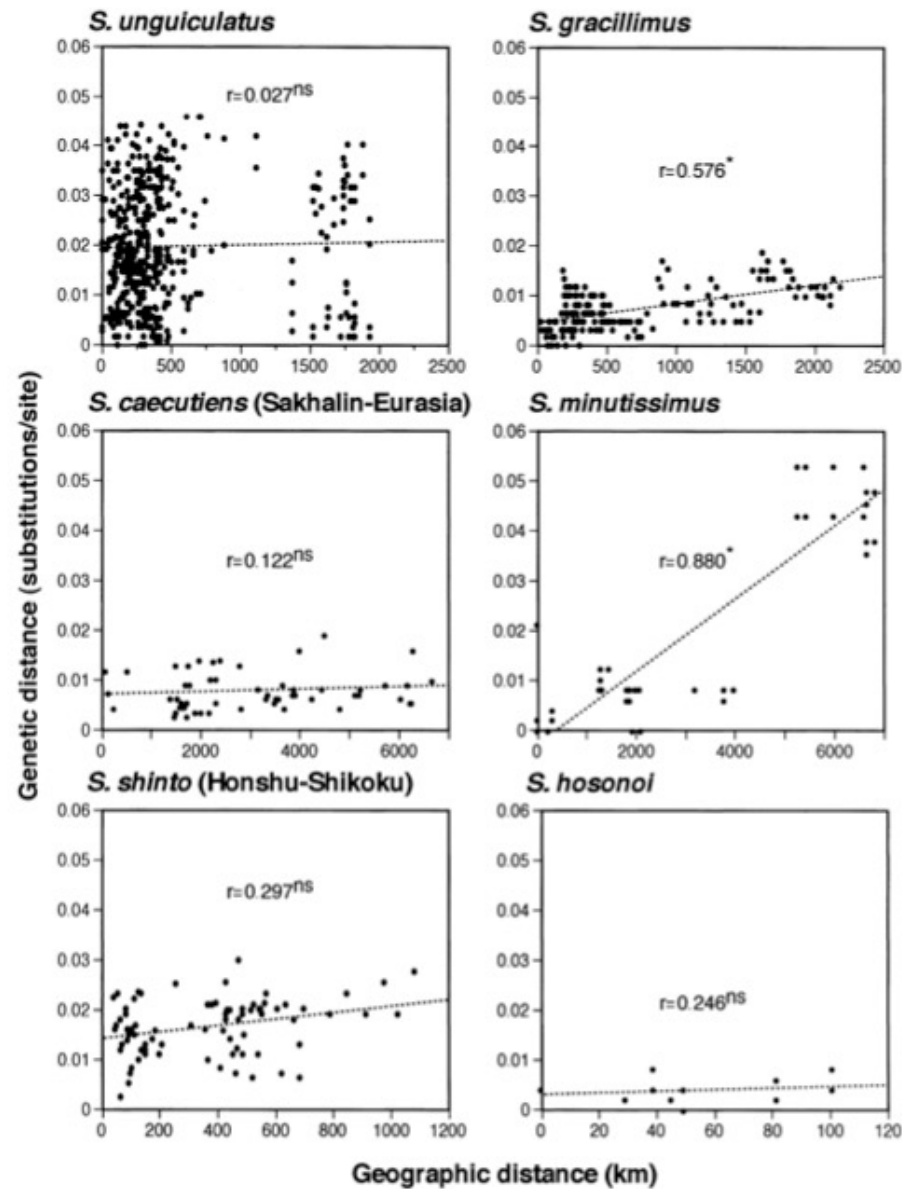
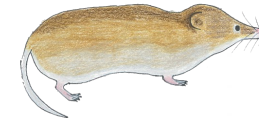


B. *S. gracillimus* (slender shrew)



ヒメトガリでは地理的分化が認められ、分布拡大してから時間が経過している。あるいは北海道では複数回移入した。

ヒメトガリとチビトガリはIBDが成立



オオアシとサハリン-大陸のバイカルなどでは成立しない

Ohdachi et al. (2001)

Fig. 7 Scatter diagrams of genetic distances (substitutions/site) by the HKY85 model (Hasegawa *et al.* 1985) based on the mitochondrial cytochrome *b* gene sequences against geographical distances between sampling locations, for pairwise comparisons of individuals in *S. unguiculatus*, *S. gracillimus*, *S. caecutiens* from Sakhalin-Eurasia, *S. minutissimus*, *S. shinto* from Shikoku-Honshu, and *S. hosonoi*. See text for the details of calculation. Broken lines are the regression lines. Significance of correlation by Mantel test was expressed by * $P < 0.01$ and ns, $P = 0.01$ on the right shoulders of the correlation coefficients (r).

では、いつ頃、シントウトガリとバイカルトガリは種分化したのか？

→

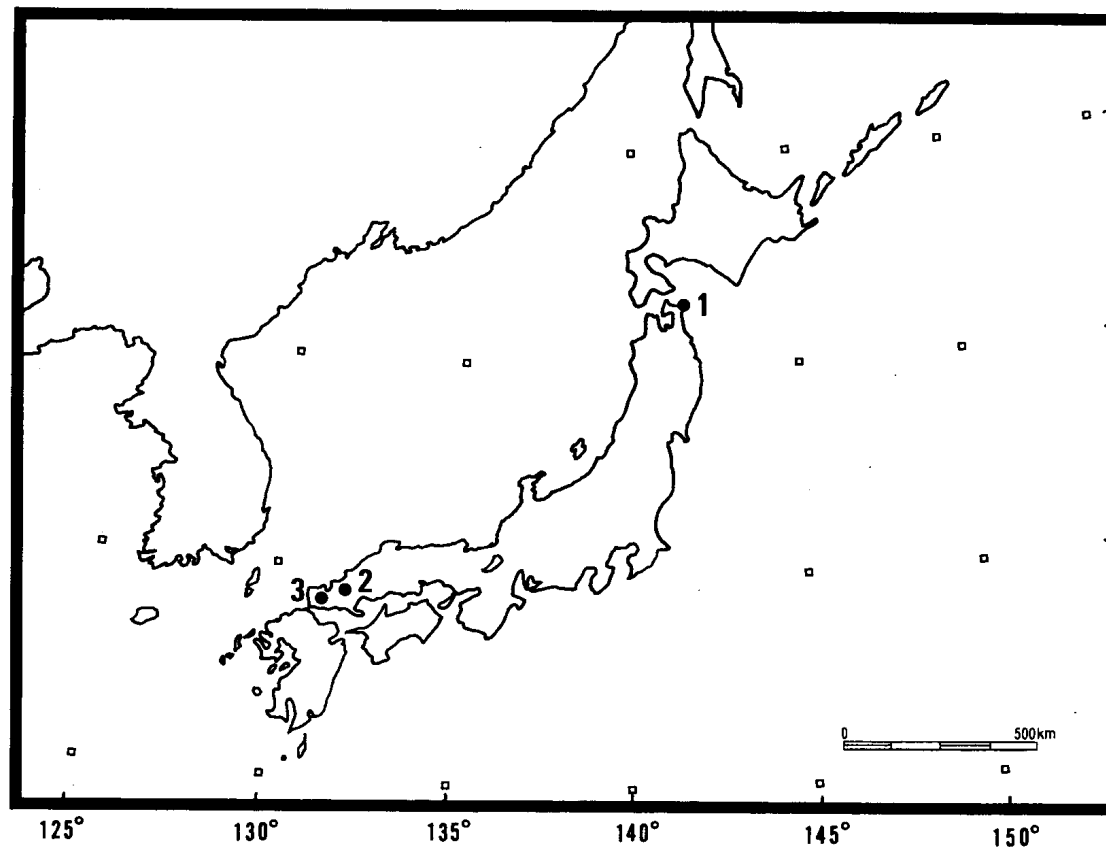
更新世中期の化石の整理

日本産トガリネズミ類*Sorex*の化石の再分析

N. E. Dokuchaev, 甲能直樹, 大舘智氏 (2010)

Mammal Study 35:157-168

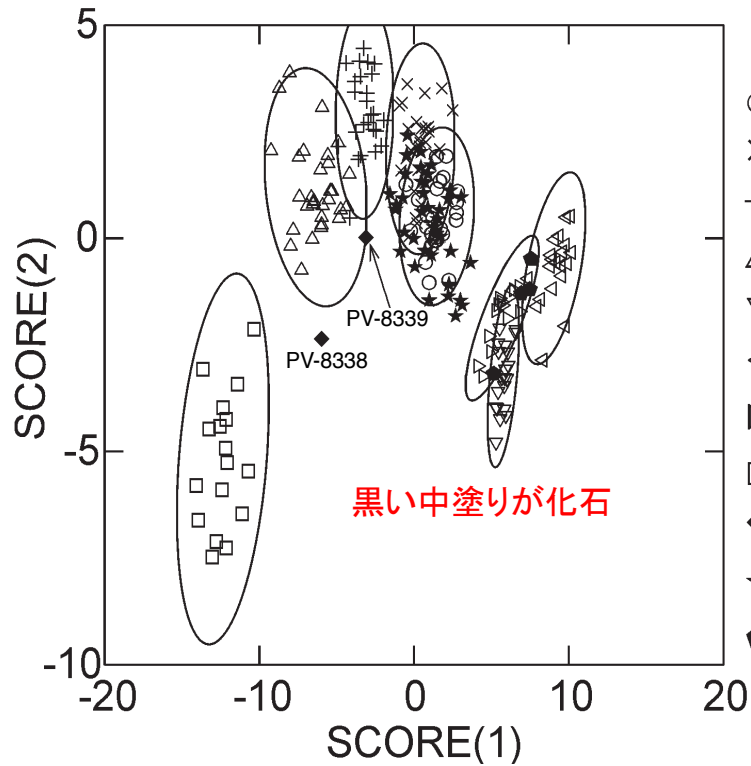
中期更新世以降 30万年前以降の洞窟堆積物



この他九州、四
国からも報告が
ある。

標本ラベルにはほとんどがシントウトガリとさ
れていたが、、、

現生種8種
化石3サイズグループ

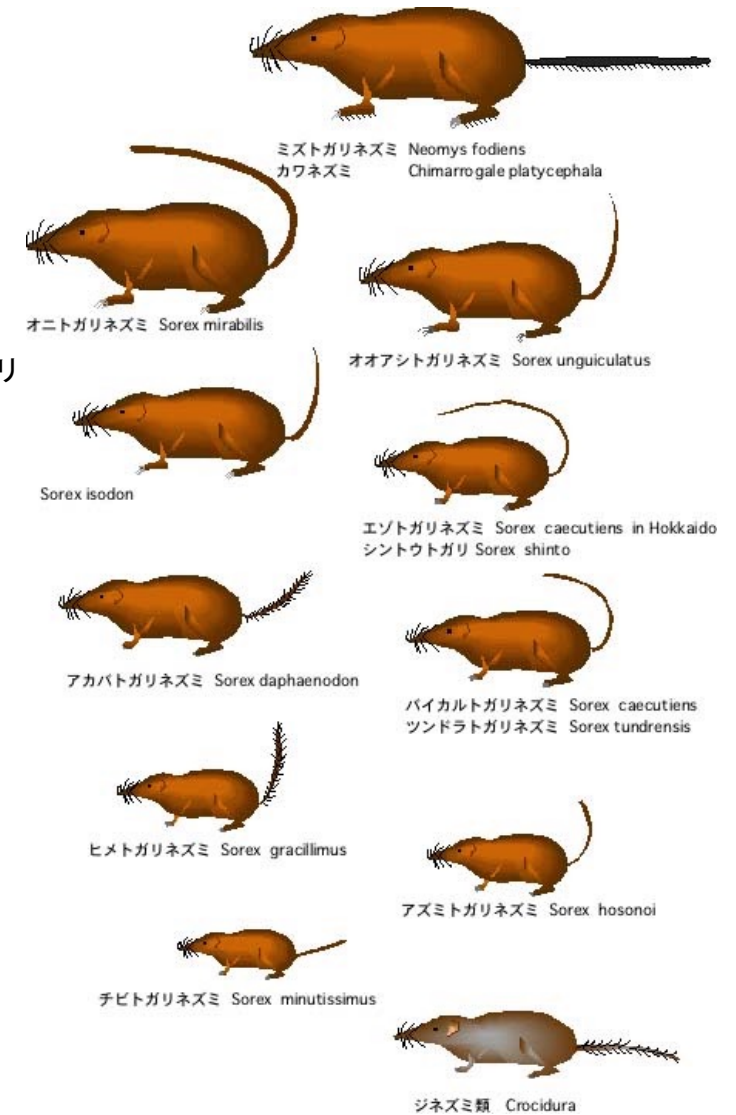


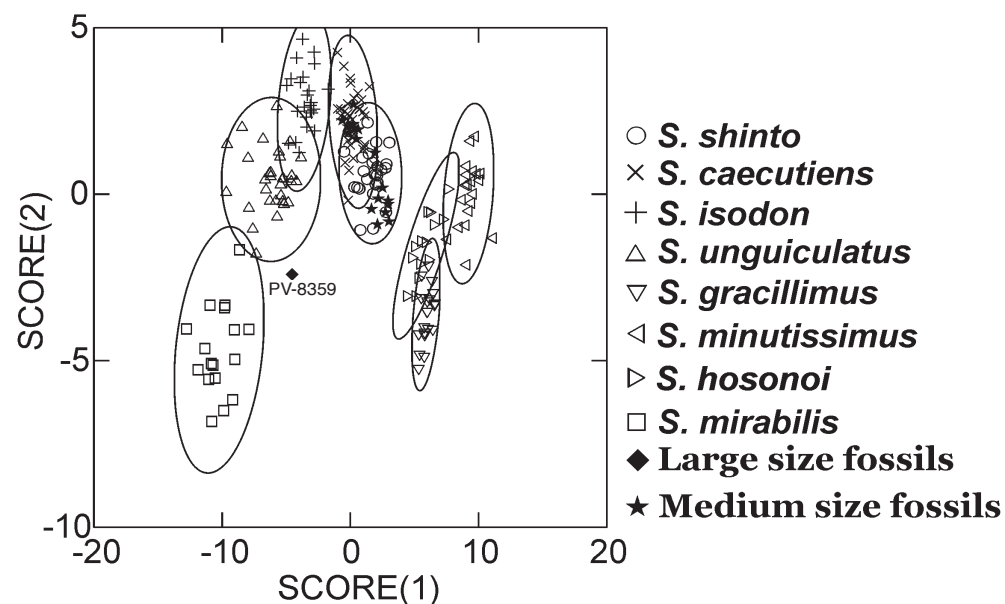
下顎骨グループ

3つのサイズグループ

小型 > アズミトガリ？
 中型 > 全体としてシントウに近い
 大型 > オオアシトガリ

Fig. 4. Dokuchaev et al.

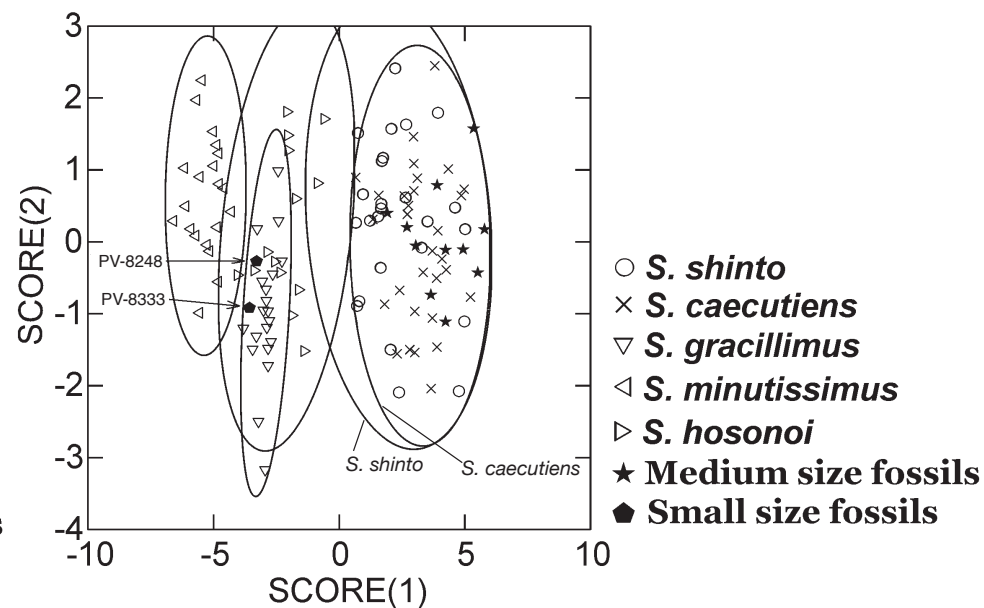




第2グループ

大型>オオアシ
中型>シントウ?

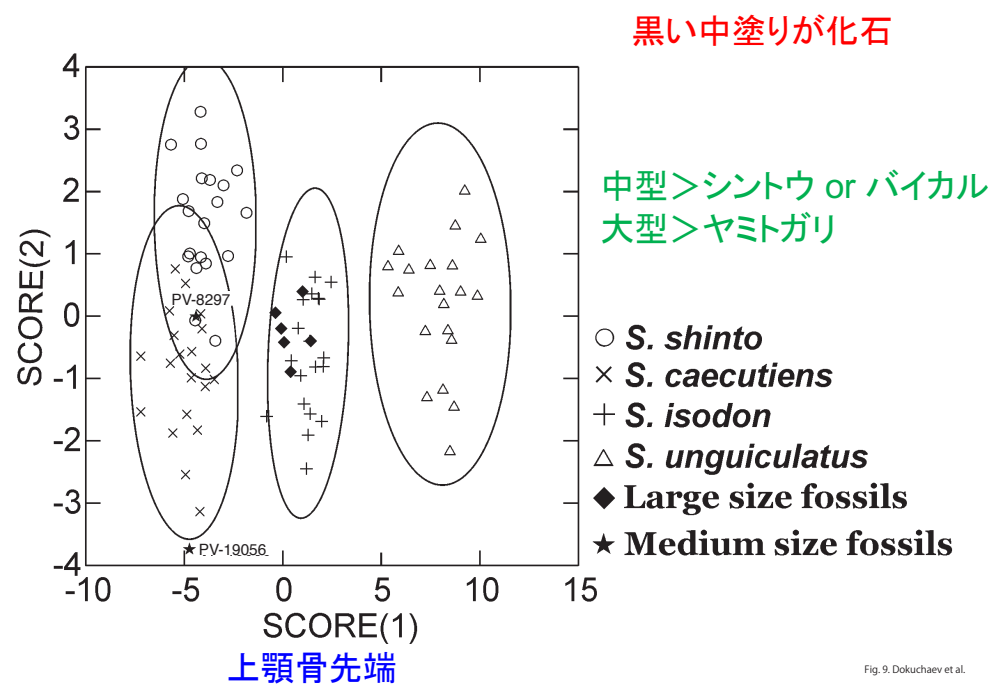
Fig. 7. Dokuchaev et al.



第3グループ

小型>ヒメ or アズミ
中型>シントウ or バイカル

Fig. 8. Dokuchaev et al.

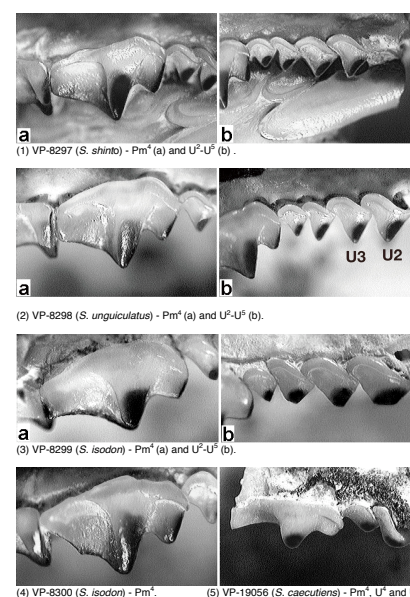


黒い中塗りが化石

中型>シントウ or バイカル
大型>ヤミトガリ

上顎骨先端

Fig. 9. Dokuchaev et al.



シントウ

非計測形質

オオアシ

ヤミ

バイカル!

ヤミ

Fig. 10. Dokuchaev et al.

化石分析まとめ

1. 中期更新世にはチビトガリとアズミトガリは既に種分化、しかもアズミトガリは広い範囲に分布(現在は中部の山地のみ)。小型化石のほとんどはアズミトガリと思われる。
2. 大型種の多くはヤミトガリ、一頭だけオオアシトガリらしきものを確認。どちらも本州には現存しない。
3. シントウとバイカルは既に種分化。中型化石は集団としてはシントウに近い。ただし、一頭だけ最北端からバイカルトガリと思われるものを発見。一時期、種分化後も二種は共存していたと思われる。

北海道のバイカルトガリ(エゾトガリ)はなぜ古い分岐をしているのか？

バイカルトガリ(エゾトガリ)の生物地理学的分布変遷史

潜在的競争者

Dolgov (1985)

ツンドラガリの現分布



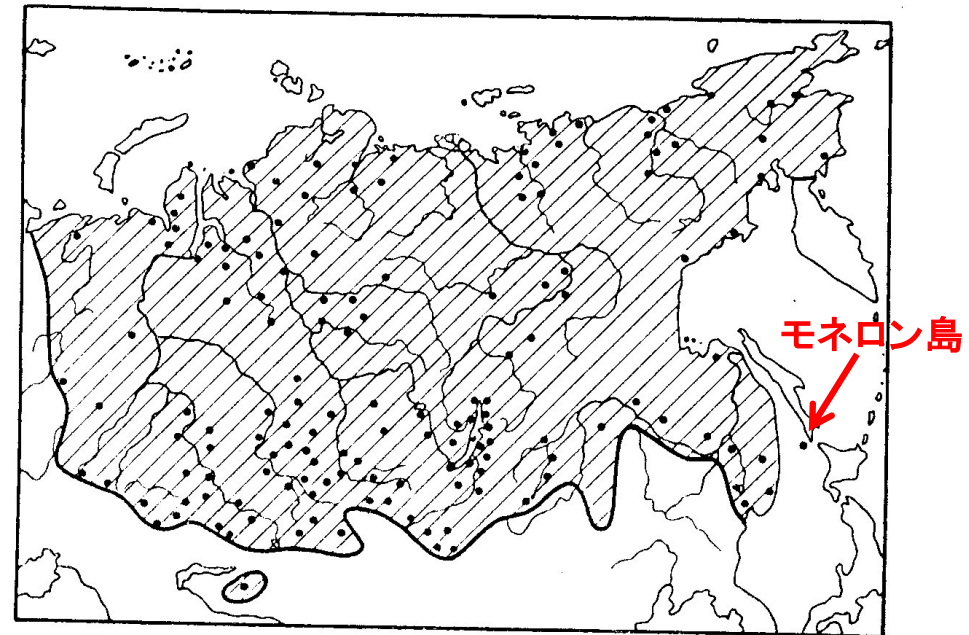
現在ツンドラガリはサハリンと北海道にはいないが、**モネロン島**にはいる



かつてはサハリンと北海道にもいたことは間違いない



https://www.balatsky.ru/NSO/mlekopit_NSO/ml_08.htm



22

Рис. 19. Ареал тундряной бурозубки (*S. tundrensis*) в Старом Свете

32

餌資源利用類似度

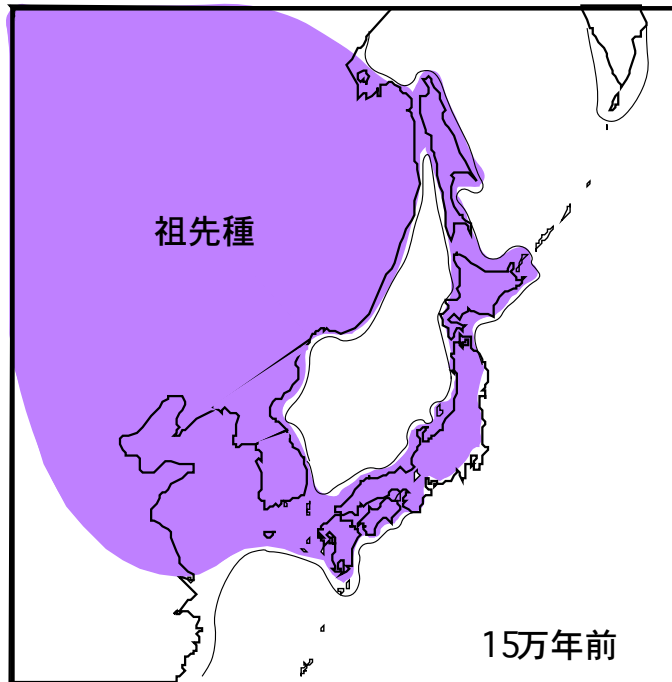
バイカルトガリとのニッチオーバーラップは**86.5%**

Churchfield et al. (1999)

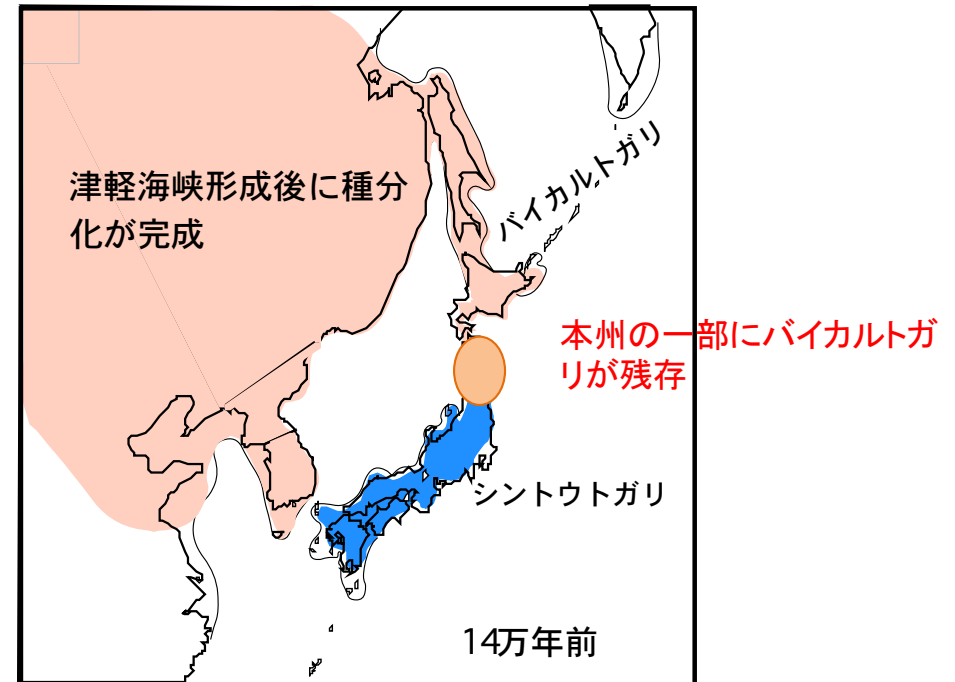
バイカルトガリは森林性、ツンドラガリは草原性だが、生態的、形態的に似ていおり**潜在的な競争者**である。

バイカル・シントウトガリネミグループの生物地理学的歴史仮説1

Stage 1 (約14万年前以前). 津軽・朝鮮海峡形成前の祖先種の分布.



Stage 2 (約14万年前). 津軽海峡形成後の種分化.

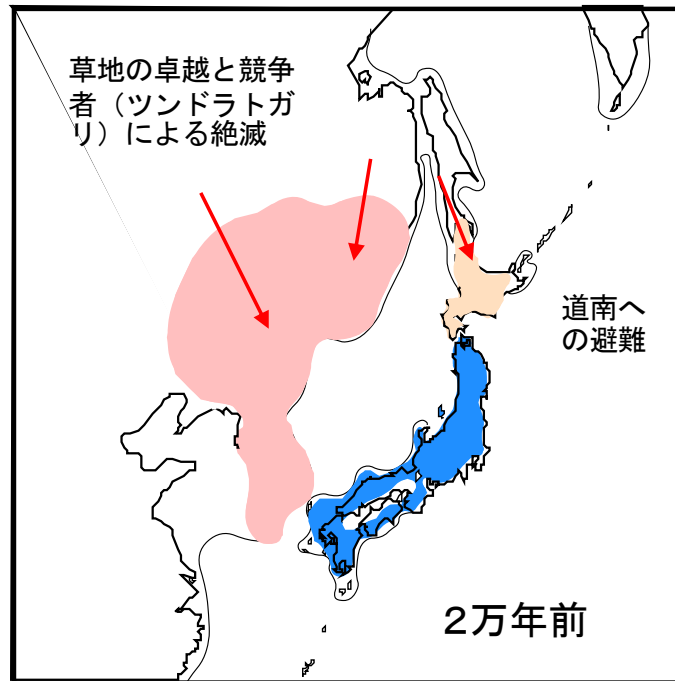


問題点: 更新世中期(30万年頃)以降からシントウトガリの化石が本州から出土することから種分化(あるいは遺伝的分化)は地理的分割の前に起こっていたかもしれない。いずれにせよシントウが下北半島、バイカルが渡島半島に最終的に分布を拡大したのは津軽海峡形成後で間違いないだろう。化石の年代特定および北海道、半島からの化石分析が必要。

最終氷期極大期

LGM

Stage 4 (2.5- 1.5万年前). 寒冷化の始まりより温暖化開始直前までのバイカルトガリの集団の二分化.



ミトコン、核rDNAの系統による北海道の個体群の深い分岐は、この時期ではなくstage3の時に既に形成されたかも。いずれにせよこの時期にも南部に避難したことは間違いないだろう。

バイカルトガリは森林性

ツンドラトガリは草原性

このときにオオアシトガリが北海道へ一気に移住(オオアシとバイカルは競争関係にない)

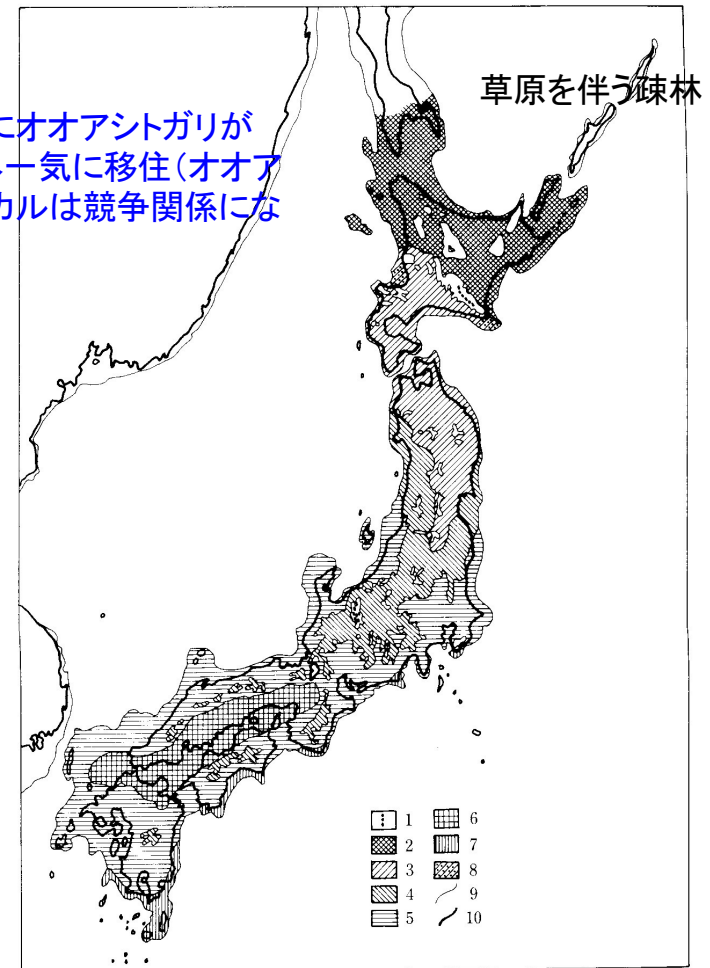
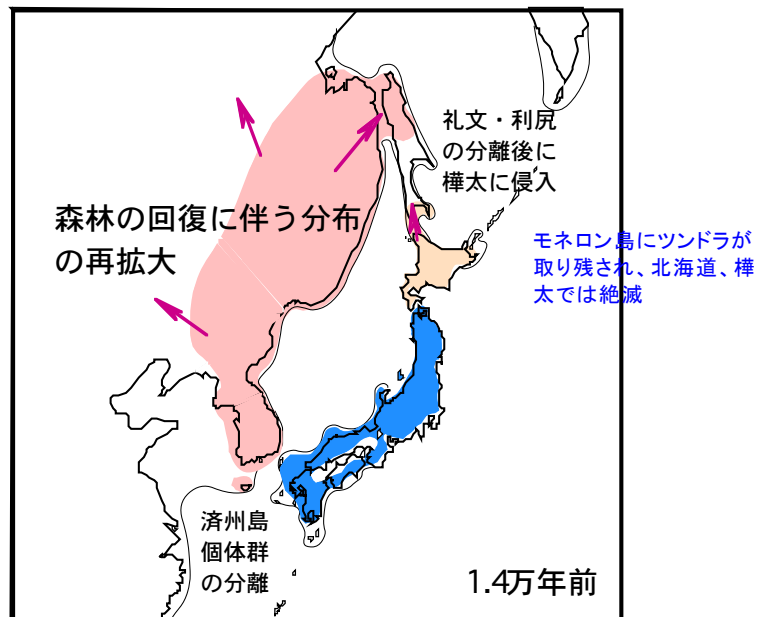


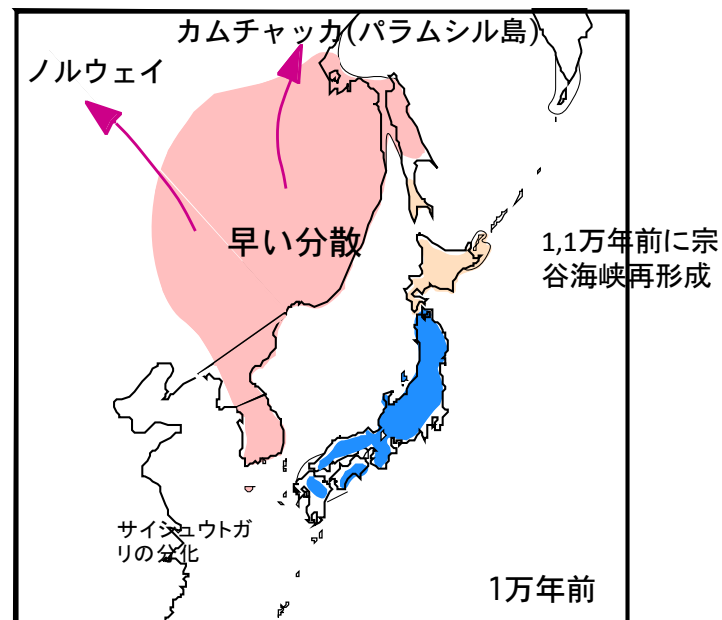
図 9-9 日本列島における最終氷期・最寒冷期の植生図(那須, 1980 を一部改変して五十嵐作成)。1: 氷河(黒点)および高山の裸地、草地(ハイマツ帯を除く高山帯に相当する地域)、2: グイマツ・ハイマツを主とする疎林と草原、3: グイマツを主とする亜寒帯針葉樹林、4: グイマツをとまわない亜寒帯針葉樹林(中部地方、および近畿地方では一部カラマツをとまなう)、5: 冷温帯落葉広葉樹林(ブナをとまなう)、6: ブナをほとんどとまわない落葉広葉樹林、7: 暖温帯常緑広葉樹林、8: 草原、9: 最終氷期最寒冷期の海岸線、10: 現在の海岸線

小野・五十嵐(1991)

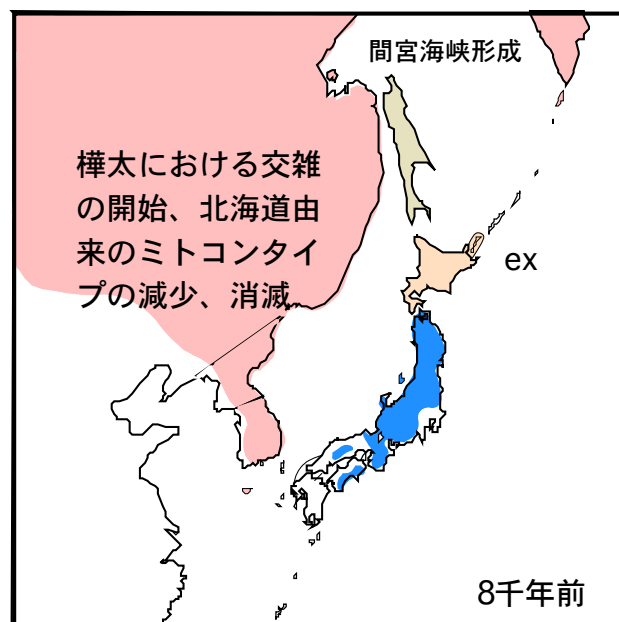
Stage 5 (1.5- 1.1万年前) 温暖化の始まり
より樺太分離までに沿海州と北海道の両方
より樺太に再移入



Stage 6 (1,1- 1万年前) 北海道の分離



Stage 7 (1 万年- 8千年前) 北海道の分離後
から樺太分離までの樺太における交雑の開始



8千年前の間宮海峡形成後に交雑が完了

ユーラシア大陸に一気に分布拡大したためにミトコン、核の遺伝分化がほとんどない。しかし、外部形態の変異は大きい。

北海道内の2種内の遺伝的關係

Naitoh & Ohdachi (2006)

内藤由香子

核にあるマイクロサテライトDNA遺伝子のサイズ多型を用いて北海道内の地域個体群間の遺伝構造の比較をする。

オオアシ 5つの遺伝子座

エゾ 6つの遺伝子座

オオアシトガリネズミ



エゾトガリネズミ



Photos by M. A. Iwasa

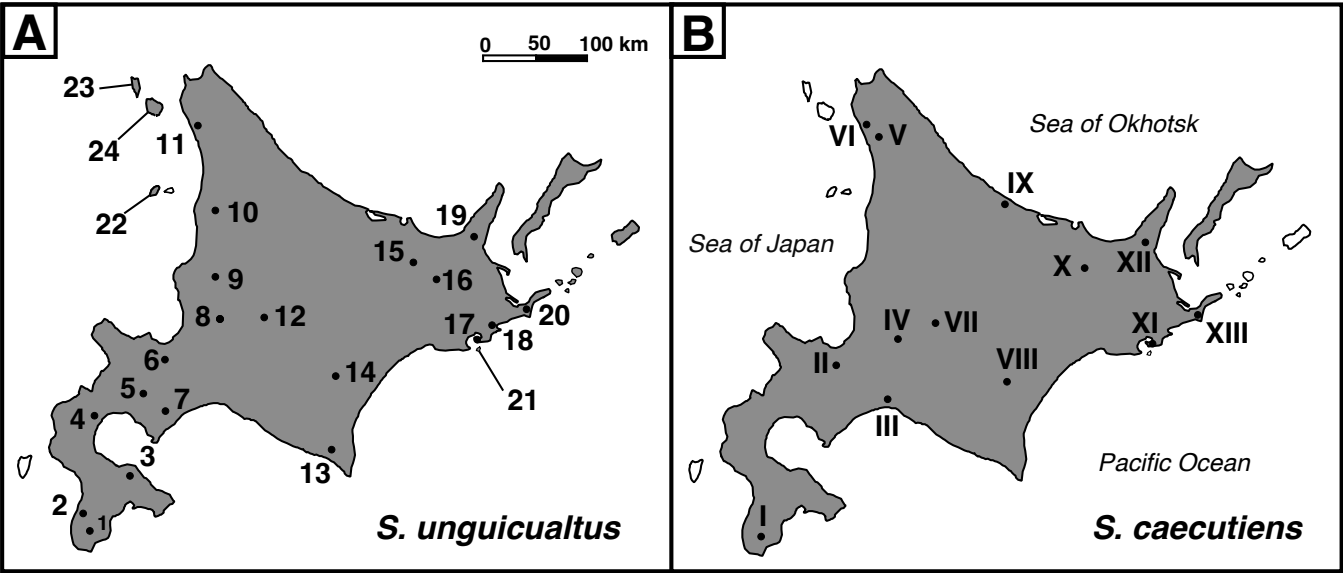
調査地域と記載結果

オオアシトガリ



各個体群より9-49個体

エゾトガリ



20の本島、4つの島(南樺太)

13の本島と島

Table 1 Genetic diversity of *Sorex unguiculatus*. Five loci (A6, B4, D2, L57, and L62) were used. Sampling locality (#), number of shrews analysed (N), average number of alleles per locus (A) and average expected heterozygosity (HE) are given. Ranges are

#	Locality	N	Sampling year	A	H _e
Mainland					
1	Mt.Daisengen	14	2001	10.2 (7-11)	0.89 (0.84-0.92)
2	Kaminokuni	26	2001	12.2 (11-13)	0.88 (0.87-0.89)
3	Mt. Komagatake	25	2002	13.0 (11-16)	0.89 (0.83-0.94)
4	Kuromatsunai	9	1997	8.4 (7-9)	0.90 (0.89-0.90)
5	Rankoshi	25	2002	13.4 (12-15)	0.89 (0.87-0.91)
6	Sapporo	21	1996	12.6 (11-14)	0.87 (0.79-0.91)
7	Abuta	25	2001	11.6 (11-13)	0.86 (0.81-0.90)
8	Bibai	49	1998	15.8 (13-18)	0.90 (0.88-0.92)
9	Hokuryu	22	1997	10.8 (10-11)	0.90 (0.88-0.91)
10	Haboro	15	1997	10.0 (7-13)	0.88 (0.79-0.93)
11	Sarobetsu	15	1994, 1995, 1998	11.2 (9-15)	0.88 (0.85-0.91)
12	Furano	26	1997	14.4 (13-15)	0.90 (0.87-0.92)
13	Samani	14	1997	10.2 (8-12)	0.89 (0.87-0.91)
14	Obihiro	25	2002	12.6 (10-15)	0.89 (0.85-0.91)
15	Bihoro	20	1999	11.6 (11-13)	0.89 (0.83-0.92)
16	Bihoro-Tohge	11	1999	10.2 (8-12)	0.90 (0.86-0.94)
17	Akkeshi	15	1998	10.6 (9-13)	0.89 (0.86-0.91)
18	Hamanaka	15	2001	9.0 (7-12)	0.85 (0.79-0.90)
19	Shiretoko	15	1995	11.0 (7-13)	0.91 (0.87-0.92)
20	Nemuro	15	1997, 1999	11.4 (8-14)	0.89 (0.83-0.93)
subtotal	All sites combined	402		22.6 (19-26)	0.90
Average		20.10		11.5 (7-18)	0.90
Island					
21	Daikoku Is.	13	1995, 1999	2.2 (1-4)	0.46 (0.00-0.70)
22	Teuri Is.	20	1996, 1997, 1998	2.6 (2-4)	0.37 (0.05-0.53)
23	Rebun Is.	20	1996, 1997	4.8 (2-7)	0.52 (0.05-0.83)
24	Rishiri Is.	20	1994, 1995	7.8 (6-10)	0.73 (0.64-0.84)
subtotal	All sites combined	73		10.0 (6-13)	0.79
Average		18.25		4.4 (1-10)	0.52
Total					
	All sites combined	475		22.6(19-29)	0.90
	Average	19.79		10.3 (1-18)	0.83

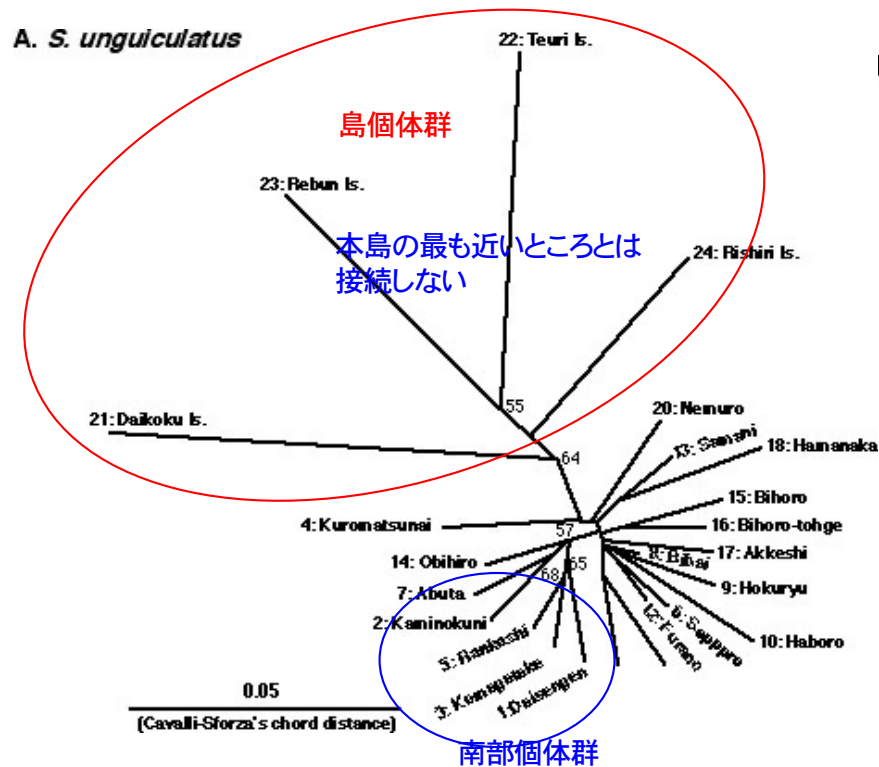
Table 2 Genetic diversity of *Sorex caecutiens*. Six loci (A6, A10, B4, D2, D8, and E1) were used. See Table 1 for futhur explanation

#	Locality	N	Sampling year	A	HE
I	Mt.Daisengen	15	2001	13.0 (12-14)	0.92 (0.90-0.93)
II	Sapporo	13	1996	10.3 (9-14)	0.90 (0.86-0.94)
III	Yufutsu	24	1997	12.8 (10-16)	0.88 (0.87-0.90)
IV	Bibai	42	1998	17.8 (15-27)	0.92 (0.91-0.95)
V	Horonobe	9	1998	7.0 (5-9)	0.82 (0.72-0.91)
VI	Sarobetsu	12	1994, 1995, 1998	10.2 (8-14)	0.89 (0.83-0.93)
VII	Furano	27	2001	15.0 (12-21)	0.92 (0.89-0.95)
VIII	Obihiro	17	2002	10.0 (6-14)	0.87 (0.80-0.92)
IX	Monbetsu	13	2002	11.2 (9-13)	0.91 (0.87-0.95)
X	Bihoro	10	1999	9.8 (7-12)	0.90 (0.83-0.94)
XI	Akkeshi	11	1998	8.5 (7-10)	0.88 (0.81-0.92)
XII	Shiretoko	13	1995	11.8 (8-14)	0.92 (0.87-0.95)
XIII	Nemuro	34	2001	14.8 (12-17)	0.90 (0.88-0.92)
	All sites combined	240		24.8 (21-32)	0.92
	Average per site	18.46		11.7 (5-27)	0.89

個体群間の遺伝的類似性

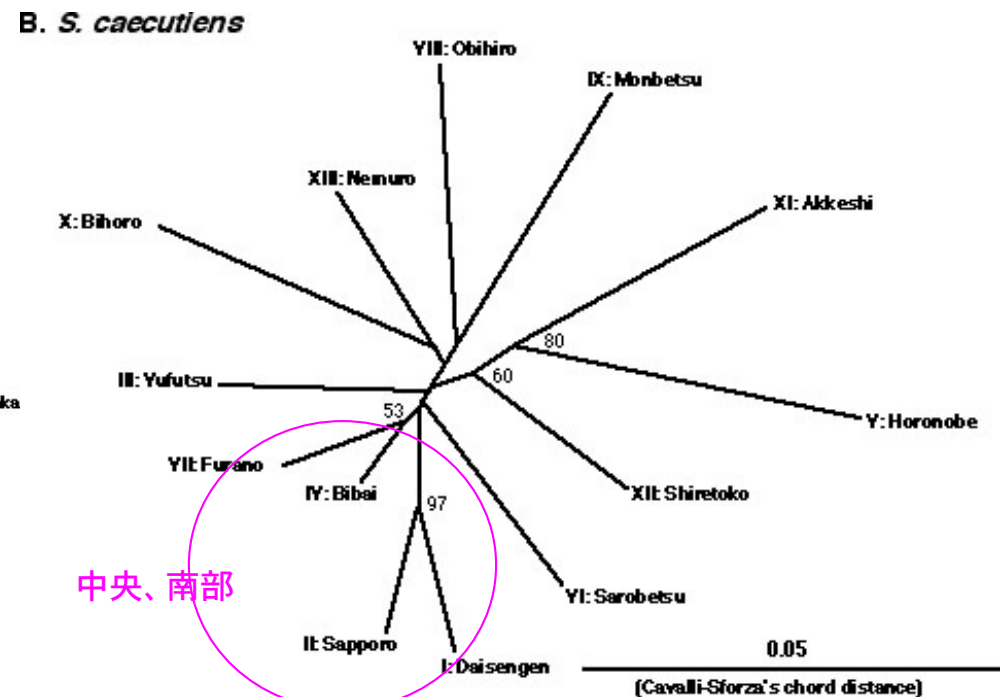
明確な遺伝的な地域クラスタリングはない

オオアシタガリ



ほとんどのハビタットで優占

エゾタガリ

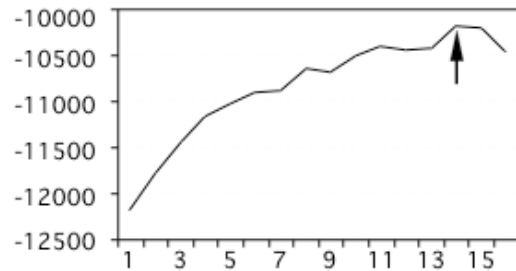


乾燥したハビタットで優占(地域分化が期待された)

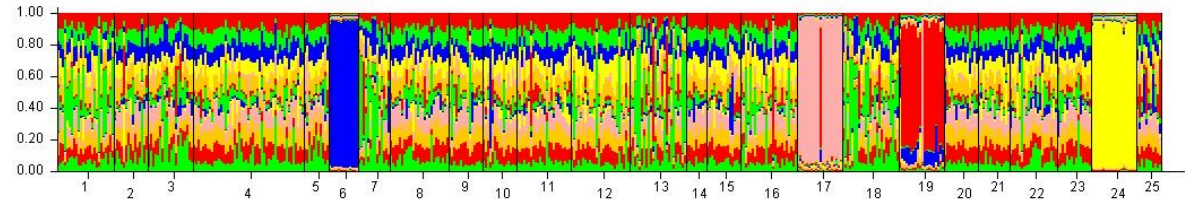
STRUCTUREによる遺伝構造解析

オオアシ

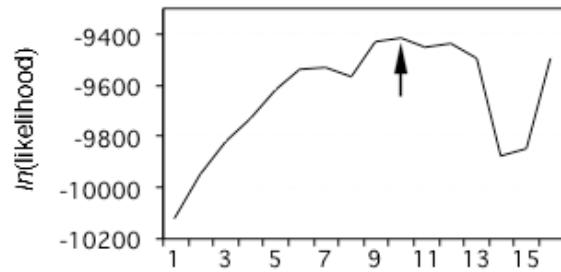
A. *S. unguiculatus* including 4 insular populations and one Sakhalin population



南樺太含む



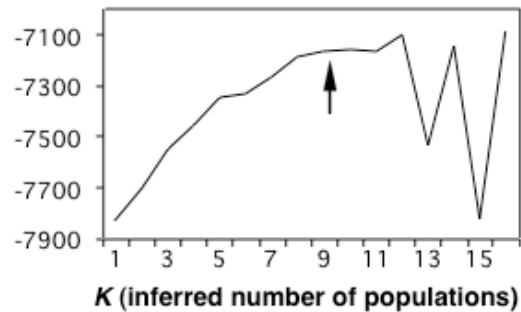
B. *S. unguiculatus* on Hokkaido mainland



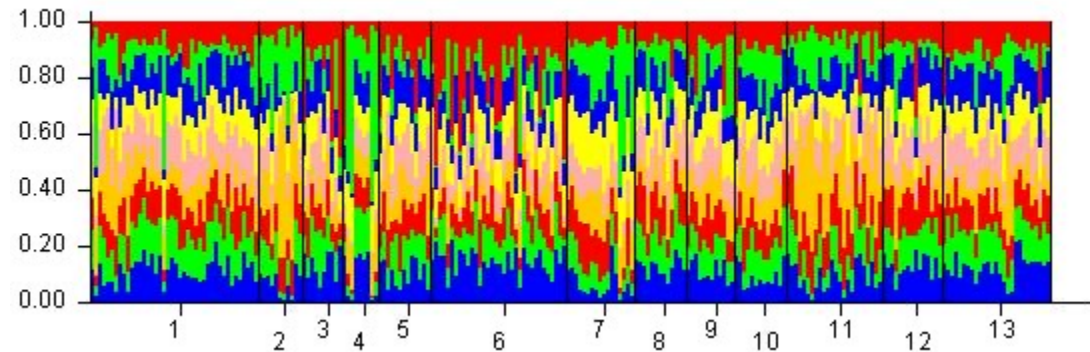
14個体群(遺伝タイプ)に分けた場合、4つの島以外には地域個体群間で遺伝構造に明確な違いは見られない

エゾ

C. *S. caecutiens*



推定される個体群の数



9個体群に分けた場合、道内で全く地域個体群間で遺伝構造に違いがない。

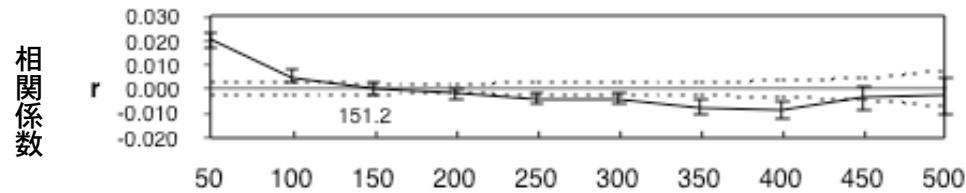
二種とも島個体群以外に明確な個体群構造は認められない

空間遺伝的自己相関分析

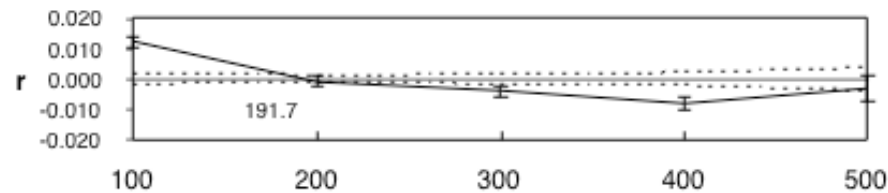
オオアシ

A. *S. unguicualtus*

1. Distance size class = 50 km



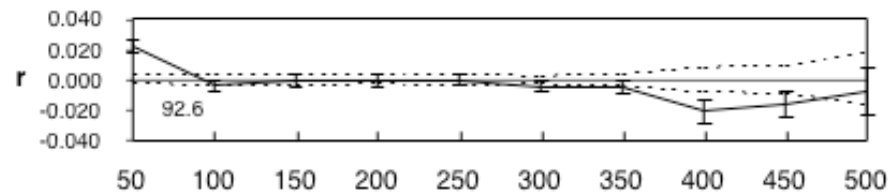
2. Distance size class = 100 km



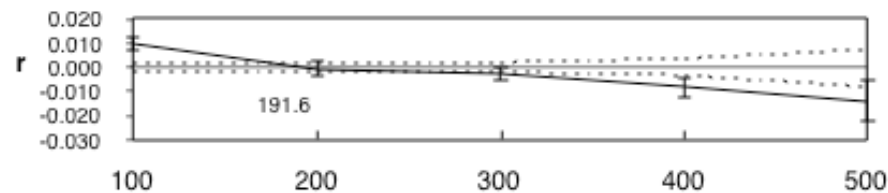
エゾ

B. *S. caecuetiens*

1. Distance size class = 50 km



2. Distance size class = 100 km



Distance (km)

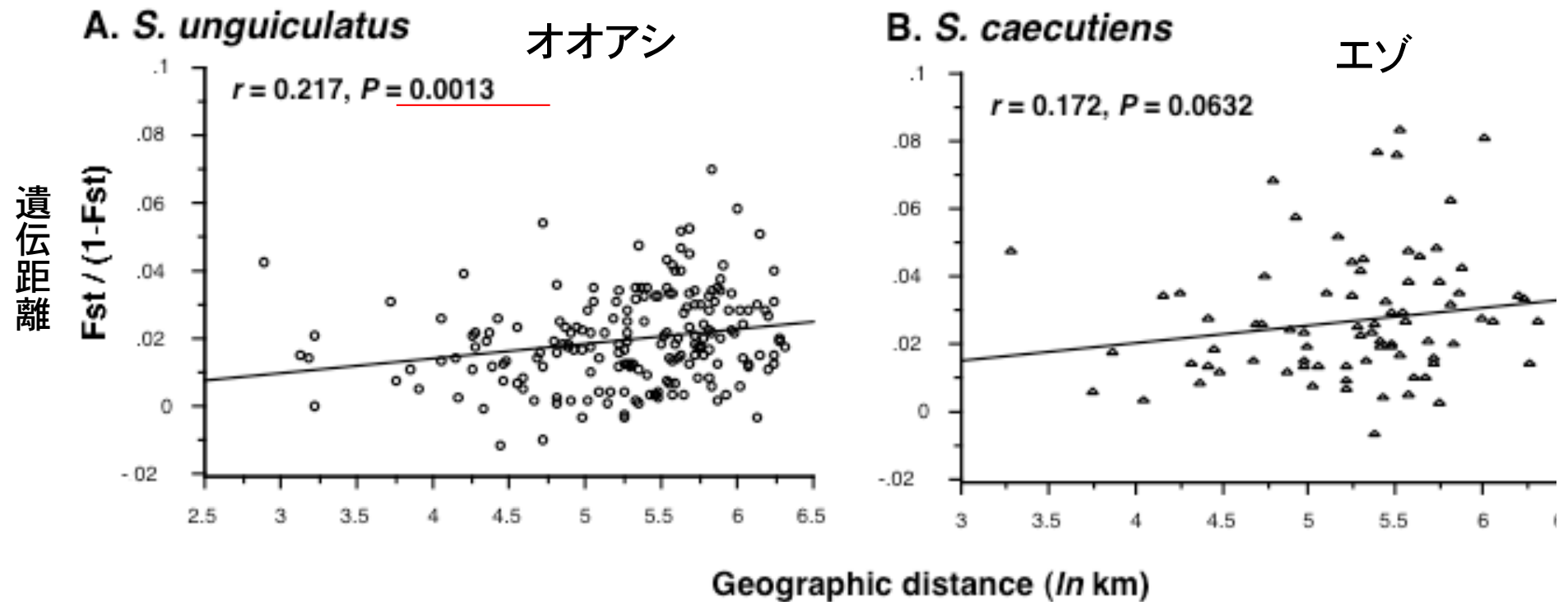
個体群間の距離

どちらの種も百キロを超えると個体群間に遺伝的な関係がなくなる

正の自己相関がある時は、互いに似た遺伝子を持つ個体が集まっている。相関が無いときは遺伝的にpanmixtureの状態である

ミトコンではIBDは成立しなかったがマイクロサテライトでは

地理的距離VS遺伝距離

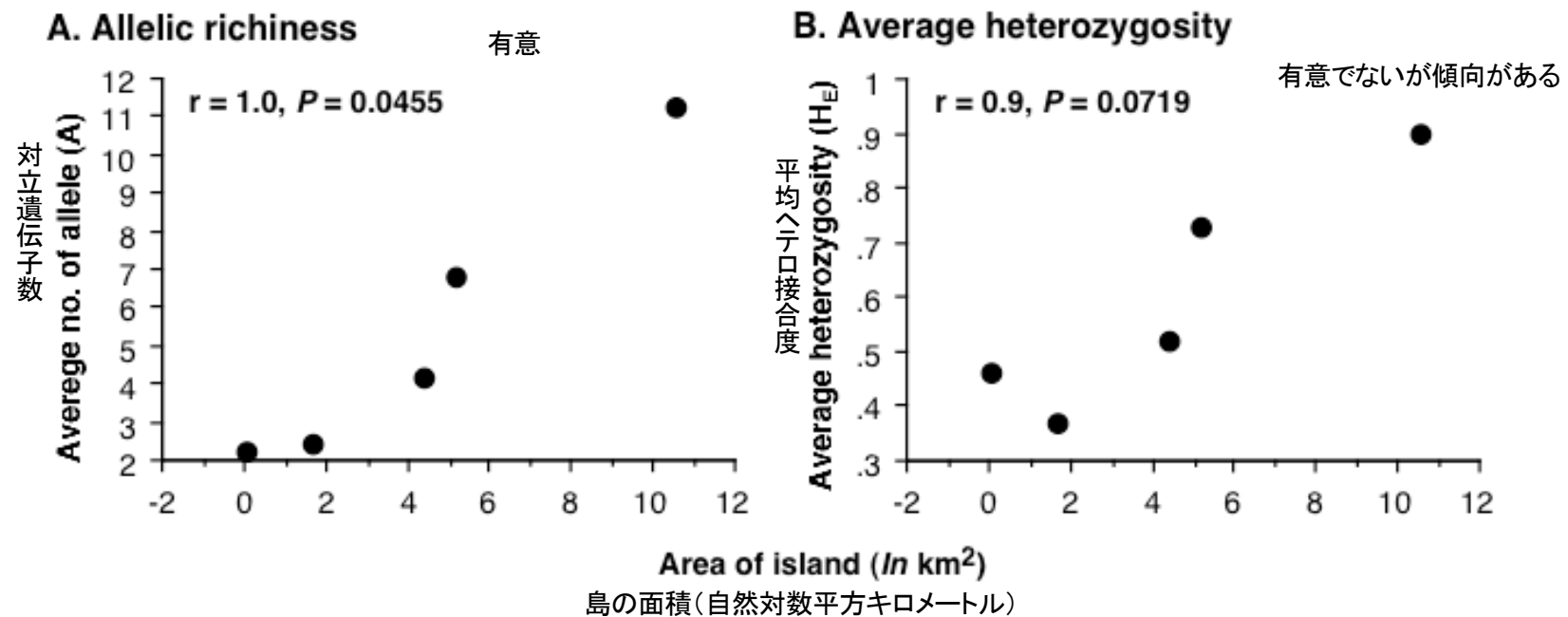
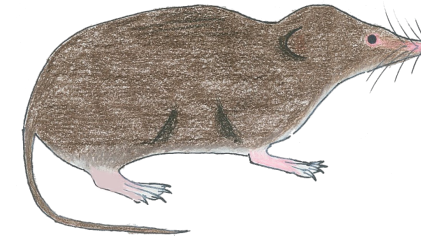


オオアシは有意な正の相関が見られた。エゾでは弱い傾向があった(サンプル数の問題)。距離による隔離 (isolation by distance) がある 遠いほど遺伝的に遠くなる。

しかし、種間でそんなに傾きに違いがないように見える。

島のサイズと多様度

オオアシのみ



オオアシにおいては島の面積と遺伝的多様度には正の相関がある

小さい島ではより早く多様度が失われる

結果

クラスター分析、構造分析からはどちらの種も、北海道では明瞭な個体群の遺伝的地域分化は起こっていない。

自己相関分析からは100km以内では個体群の遺伝構成はまとまる傾向にあるがそれ以上の距離ではPanmixtureの状態にある。しかし矛盾するようだが、遺伝地理距離分析も正の相関はオオアシでは認められた。距離スケールの問題か？

いずれにせよ、二種間で道内においてははっきりした遺伝構造の違いが見られない。

ボトルネック効果の検定

オオアシ どこでも優占

Table 5 Probability of heterozygosity excess by Wilcoxon sign-rank test under three mutation models in Sorex unguiculatus from Hokkaido. Locality numbers correspond with those in Fig. 1 and Table 1. IAM: Infinite allele model. SMM: Stepwise mutation m

		IAM	SMM	TPM
1	Mt.Daisengen	0.031	0.313	0.109
2	Kaminokuni	0.016	0.922	0.078
3	Mt. Komagatake	0.031	0.688	0.406
4	Kuromatsunai	0.015	0.031	0.016
5	Rankoshi	0.016	0.984	0.109
6	Sapporo	0.313	1.000	0.688
7	Abuta	0.078	0.891	0.313
8	Bibai	0.016	0.984	0.016
9	Hokuryu	0.016	0.016	0.016
10	Haboro	0.016	0.688	0.016
11	Sarobetsu	0.078	0.953	0.594
12	Furano	0.016	0.984	0.406
13	Samani	0.047	0.594	0.109
14	Obihiro	0.016	0.922	0.047
15	Bihoro	0.031	0.500	0.313
16	Bihoro-Tohge	0.047	0.500	0.109
17	Akkeshi	0.109	0.594	0.313
18	Hamanaka	0.109	0.953	0.594
19	Shiretoko	0.016	0.078	0.031
20	Nemuro	0.078	0.688	0.406
21	Daikoku Is.	0.188	0.875	0.188
22	Teuri Is.	0.313	0.594	0.406
23	Rebun Is.	0.500	0.969	0.891
24	Rishiri Is.	0.500	1.000	1.000

IAM: 全ての突然変異は独特のもの

SMM: 段階的に変異する(長さなど)

TPM: 上の中間 TPM: Two-phased model of mutaion

エゾトガリ

Table 6 Probability of heterozygosity excess by Wilcoxon sign-rank test under tree mutation models in Sorex caecutiens from Hokkaido. Locality numbers correspond with those in Fig. 1 and Table 2. IAM: Infinite allele model. SMM: Stepwise mutation model

		IAM	SMM	TPM
I	Mt.Daisengen	0.008	0.781	0.078
II	Sapporo	0.008	0.039	0.008
III	Yufutsu	0.008	0.977	0.422
IV	Bibai	0.008	0.008	0.008
V	Monbetsu	0.008	0.422	0.023
VI	Horonobe	0.016	0.719	0.078
VII	Sarobetsu	0.281	0.578	0.500
VIII	Furano	0.008	0.281	0.008
IX	Obihiro	0.008	0.281	0.061
X	Bihoro	0.039	0.656	0.295
XI	Akkeshi	0.008	0.039	0.008
XII	Shiretoko	0.008	0.008	0.008
XIII	Nemuro	0.008	0.977	0.281

島個体群ならずほとんどの個体群でヘテロ結合度過剰がある。つまりボトルネックを経験している。

例えば有意水準を0.01に設定するとほとんど、それ以上の確率になりヘテロ結合度過剰が見られる。

ご清聴ありがとうございました



謝辞

両親や先祖と家族
国内外の共同研究者の皆さま

高橋守

阿部永

北大ヒグマ研の仲間（先輩～現役）

北大農学部農業生物学科

とくに応用動物学教室の教員、仲間（先輩～後輩）

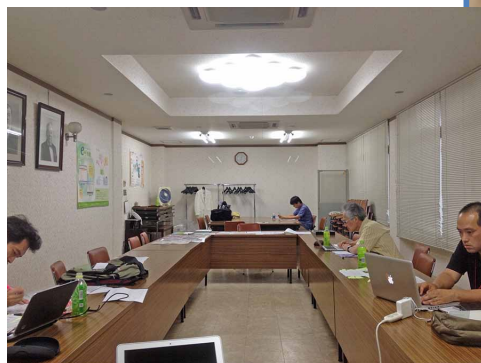
北大低温研・環境科学院の今までの学生、研究員、教職員、特に秘書さんと
技術職員

他学部や他大学の学生（特に日大、東海大）

ロシア、キューバ、東アジア、東南アジア、イラン、イエメン、ヨーロッパ、アメリカなどの友人・知人

WMJに関わった全ての方々

The Wild Mammals of Japan, 2nd Edition



2015年6月 @ 中西印刷



2009年6月 @ 中西印刷



The Wild Mammals of Japan

哺乳類科学

哺乳類科学

第60巻 第1号 (2020年1月)



日本哺乳類学会

第60巻
第1号

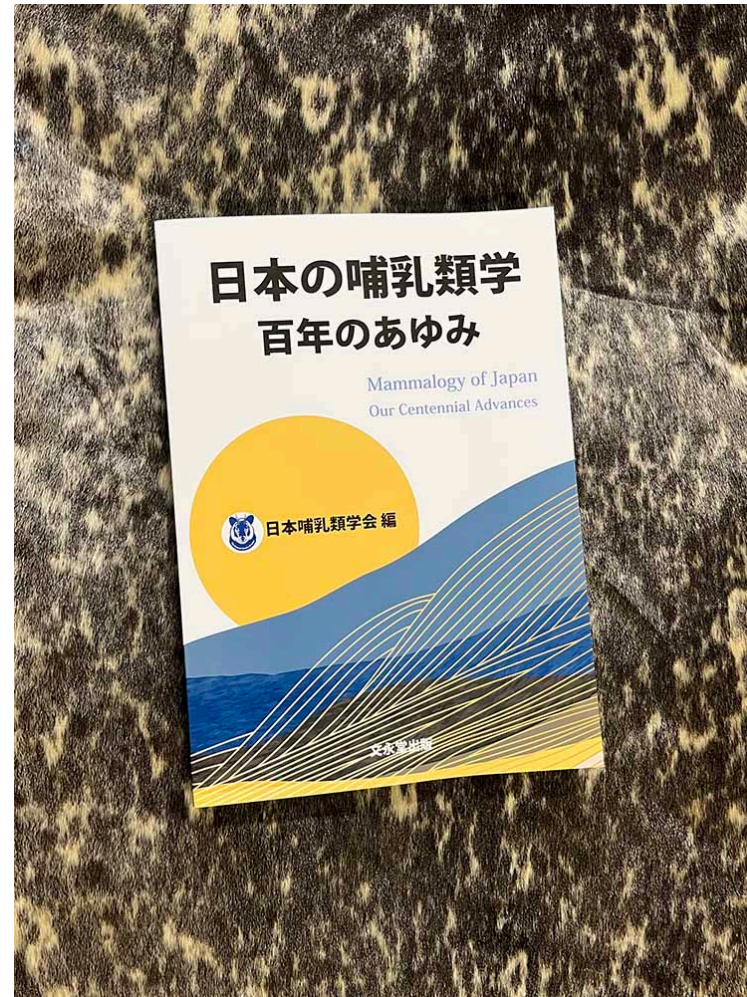
二〇二〇年
一月



哺乳類科学58-61巻の編集幹事および編集委員、投稿者、査読者の皆様
学会員の皆様

ISSN 0385-437X

北大教室系の哺乳類学者の生き残り



これからは、、、

帝大教室系の終焉と多様な哺乳類学の展開の時代