野生哺乳類、特にネズミ類の遺伝学

鈴木 仁

北海道大学大学院環境科学院

Genetic studies with murids and other mammalian species

Hitoshi SUZUKI

Laboratory of Ecology and Genetics, Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University

要旨

日本列島には特筆すべき野生の哺乳類が多い。例えば、琉球列島のトゲネズミはY染色体の一部がX染色体に転座したX0型で、性決定機構の解明に有益である。伊豆諸島を含め日本全国に生息するアカネズミはロバートソニアン型変異や数十万年間の隔離のゲノムへの影響を検討できる逸材である。ニホンヤマネは数百万年前に分岐が始まった複数の地域集団を持つ。これらの野生哺乳類は第四紀の地球環境の変動や陸橋形成などの日本列島の地史を知る上で有益情報をもたらすであろう。ハツカネズミやクマネズミの遺伝子を解析すると、数回の移入の歴史が観察された。数千年前から現在にかけての列島人類史解明への貢献が期待されている。また、豊かな毛色変異があるテン類(イタチ科)はMC1R遺伝子に高頻度のアミノ酸置換を伴う変異が観察された。機能遺伝子の変化の究極的意味を知る上でもこのような野生生物の研究は重要である。以上のように野生の哺乳類をみるだけでも、日本列島は遺伝学的研究にとって資源の宝庫といえるだろう。

1. はじめに

人類史は、チンパンジーとの分岐後の500万年間、そしてアフリカを出た後の過去5万年間が重要である。すなわち、アフリカ大陸での分断とアフリカ出後の分散である。分断や分散によりゲノムがどのように変革され、系統分化が起こるのかを知ることは興味深い。500万年間という長い時間の流れの中での変化や系統が地表を移動することでゲノムの改変にどのような影響がでるのかを知りたいと思ったとき、我々は日本列島という地にあり、実は身近な野生の哺乳類が頼りになるのではなかろうか。ここでは、このような観点での日本産野生哺乳類の研究活用例を紹介

介していきたい。1) 哺乳類種の自然史、2) 日本列島の地史、3) 日本人の起源、4) 遺伝子・染色体の進化、の4つの項目について焦点をあてる。

2. 日本産哺乳類の起源

まずは、日本列島の現生哺乳類相の歴史を考えたい。現生の哺乳類につながる化石は古くても50–60万年前のものしか存在しない。一方で、分類学者の一部は、その形態の特異性から第三紀起源を唱えている。近年、分子系統学的解析が日本を含むアジア域の哺乳類について精力的に行われ、その結果、日本産種の類縁関係や分岐年代が推定されるようになった。そこで、ヤマネ類1種、ネズミ類11種、イタチ科2種、ウサギ類3種を選び、これらの種と最も近縁と思われる大陸種を想定し、その日本と大陸種間の遺伝的距離を求めた。同種が大陸にも生息する場合は、大陸の最も近縁であると想定される集団と比較した。分岐年代の推定の際には、古い関係の場合は核遺伝子の配列を用い、新しい関係についてはミトコンドリアDNAの配列を活用した。所定の方法で分岐時間を推定し、結果を図1にまとめた。この図より、主だった日本の固有種は第三紀後期の起源であり、数百万年の歴史を持っていることがわかる(Hosodaら2000; Tsuchiyaら2000; 鈴木2002, 2003; Yamadaら2002; Suzukiら2003; Shinoharaら2003, 2004; Satoら2004; Nunomeら未発表)。モグラ類についても列島は種数が豊富で7種ほどを産し、1種(コウベモグラ)を除き、すべて固有種である。分岐

連絡先: 鈴木 仁、北海道大学 大学院環境科学院 生態遺伝学講座 〒060-0810 札幌市北区北10条西5丁目
(e-mail: htsuzuki@ees.hokudai.ac.jp)

図1. 日本産小型哺乳類と大陸近縁種との分岐年代の推定
核の遺伝子およびミトコンドリア cytb 遺伝子の塩基配列の変異に基づき、日本産哺乳類種について大陸の近縁種との分岐年代を推定した。琉球列島や本州域に第三紀起源の古い系統が息づいていることがわかる。推定した年代の正確性は今後検討する必要がある。

年代の推定に必要な有効な化石資料が不足しているため、詳細は不明であるが、遺伝的距離の大きさから推察される限りではモグラ類固有種の起源は第三紀後期であると思われる。以上のように、日本列島の哺乳類相の歴史は相当古い。このことは、500 万年間程度の進化的時間の中での遺伝的変異を理解する上で格好の材料が身近に存在しているということの意味している。

3. 日本列島の地史にせまる

哺乳類の歴史から地球の歴史を学ぶことも可能である。例えば琉球列島のアマミノクロウサギとトゲネズミは大陸の近縁種と比較するとおよそ 8000–9000 万年前と推定され、琉球列島形成の歴史の理解に重要な知見を提示している(図1)。本州にも固有種が多く、第三紀後期の大陸との地質学的状況を把握する際に、有益な情報を与える。また、さらに細微な空間に目をやると、アカネズミは伊豆諸島や南西諸島に唯一生息する在来種で、各島嶼集団が独自のタイプを保持していることが明らかとなった(図2)。この島嶼集団の遺伝的固有性から、これらの島には数十万年前にアカネズミが自然分布したということはもはや疑う余地はなくなった(Suzuki ら 2004)。伊豆諸島は火山島で、本州との接続はないとの説もあるが、なんらかの要因により、アカネズミが 20 万年前ころに渡ったのであろう。200 m 以上の深い海で隔てられてはいるが、ネズミが渡れるだけの間隙が狭まったものと思われる。同じく深い海で隔てられている南西諸島の口之島や西ノ島などにおいても 10 万年ほど前に分岐したと思われる固有のミトコンドリアのハプロタイプが観察され、自然分布の証を提示している。一方、ヒメネズミも佐渡、隠岐、薩南諸島に分布し、そのミトコンドリア DNA

のハプロタイプは本土のものと著しい類縁性を示し、最終氷期に集団の流入があったことを示唆している(Suzuki ら 2004)。すなわち、佐渡や屋久島は過去数十万年間に複数回の本土との陸橋形成があったことが理解できる。このように、土着のネズミ類の遺伝的解析により、第四紀の氷期サイクルをめぐる陸橋形成を含めた環境変動の歴史を明らかにする上で有力情報が得られるのである。また、ヤチネズミ類では第四紀の環境変動と東西のヤチネズミの移動との関連が示唆されている。紀伊半島の隔離されたトウホクヤチネズミは集団サイズが小さいと思われるにも関わらず、その遺伝的多様性は高く、これは関東、東北集団との隔離、融合が繰り返された結果であることが示唆されている(Iwasa と Suzuki 2002, 2003)。このように、次々に明らかにされるネズミ類等の小型哺乳類の遺伝的構造はこれまでの常識からは予見できないことも多く驚きの連続ではあるが、彼らの分布や生息が環境条件に密接に関係することもあり、日本列島の歴史を理解する上で有益な情報であることは間違いない。

4. 日本人の歴史をネズミから学ぶ

4.1. ハツカネズミ

人類が 5 万年ほど前にアフリカを出たのち、その後のような経緯で日本列島に辿り着いたのであろうか。日本人の起源については諸説あるが、北方アジア系(あるいは弥生系)とされる系統と南方アジア系(あるいは縄文系)とされる系統が日本列島で会合しているという見解には異論はないものと思われる。問題は、北方に存在する南方アジア系の要素の移入の経路である。これには、1) 琉球列島を介して南方より、あるいは 2) サハリンを介して北方より、という二つの異なる

図2. アカネズミから列島の歴史を推察
ミトコンドリア *cytb* 遺伝子の塩基配列の多型に基づき、近隣結合法により作成された系統樹 (Suzuki ら 2004)。アカネズミのハプロタイプは二つのクラスターに分けられ、それぞれ、本州、四国、九州およびその近隣の島々を含む本土集団 (グループ I)、そして佐渡、北海道、伊豆諸島、薩南諸島を含む周辺離島集団 (グループ II) にはっきりと分化している。アカネズミには黒部川、天竜川を結ぶ線上に核型変異の境界線が存在するが、ミトコンドリア DNA の多型解析は、この境界線を越えてハプロタイプの流動があることを示した。

見解がある。この問題を解く鍵の一つとして、ヒトとともに渡来したとされるハツカネズミは注目を浴びてきた (森脇 1999)。世界中に生息するハツカネズミ (*Mus musculus*) は、ミトコンドリア DNA の解析により 4 亜種グループに大きく分けられ、そのうち北東アジアに主に分布する *M. m. musculus* 亜種グループを *musculus* (MUS) 型、東南アジアを中心に分布する *M. m. castaneus* 亜種グループを *castaneus* (CAS) 型とした場合、ミトコンドリア DNA の解析から、主要素は MUS 型であるが、北海道、東北には CAS 型も混在することが明らかになっている (図 3)。しかし同じ個体で *Sry* を解析すると、すべて MUS 型であった (Terashima ら 2005)。

さらに、核の遺伝子、IRBP (1152 bp) および RAG1 (1002 bp) を系統地理学上のマーカーとして活用したところ、日本産個体では IRBP、RAG1 ともに MUS 型とともに低頻度で CAS 型が検出され、さらに IRBP では「5 番目」の新しい配列がみつかり、また、RAG1 の CAS 型においても種々の多型が観察されるなど、日本列島のハツカネズミの遺伝的構造はかなり複雑であることも分かってきた (Nakajima ら 未発表)。しかし、ロシア極東産と北海道産のハツカネズミが同様の CAS 型の多型を共有することから、東南アジア系の北方由来の可能性も示唆されている (Nakajima ら 未発表)。この日本列島におけるハツカネズミの解析は日本人

図 3. ハツカネズミの地理的変異
ミトコンドリア DNA の列島内の多型 (Terashima ら 2005)。北海道、東北に東南アジア型のハプロタイプが存在する理由はなぜであろうか。

の起源を探る上でも重要であるが、遺伝的構造の理解にむけた基本的立場を決定する点においても重要な問題を提示している。つまり、1) 異なる系統が移入した結果、遺伝的構造が構築されたと考えるか、あるいは2) 分布域全体における双方向のランダムな遺伝子流動が長期間行われた結果と考えるかは大きな違いがあるが、まさに日本列島のハツカネズミの問題は解釈の方向性という系統地理学上の重大な問題点そのものの妥当性を吟味していく上で貴重な題材を提供していると考えている。

なお、今回の核遺伝子の解析から、核遺伝子の配列がネズミ類においては少なくとも系統推定の有効なマーカーとなりうるということが証明された。そもそも IRBP や RAG1 は哺乳類の目間関係を解像するために使用されてきたことを考えると、種内変異の解像に利用できることはこれ自体が驚きに値する。今回の核遺伝子領域は、ミトコンドリア DNA のおよそ 1 割程度の変異量しか示さないが、遺伝子の系譜の構築には十分な量の変異量を示す。また、今回のハツカネズミの配列中には、組換えのシグナルは観察されず、ヘテロ接合を

持つ配列も節約的な考えに基づいて分離をすることが可能であった (Nakajima ら 未発表)。今後、さらに多くの系統地理学上の核遺伝子マーカーを開発、活用することで、ハツカネズミの問題の核心に迫れるものと考えている。

4.2. クマネズミ

一方、同じく住家性ということで、アジアに深く根付き、日本列島にも生息するクマネズミ (*Rattus rattus*) についてもふれておきたい。クマネズミには、形態や核型から、オウシュクマネズミ ($2n=38$) とタネズミ ($2n=42$) という二つのグループが存在すると一般には考えられている。列島には後者が主流であるが、小樽では前者が生息中である (図 4)。cytb 遺伝子の解析を行ったところ、確かにオウシュクマネズミ型であった。興味深いことに鹿児島は核型はアジア型、cytb はオウシュウ型であった。小笠原父島は cytb はアジア型であったが、IRBP の配列からは二つの系統が混じっていることが明らかとなった (Chinen ら 未発表)。このような例をみると、クマネズミは近年急速に遺伝的

29 | 第3社会 | 16版

(第3種郵便物認可)

アジア型よりひと回り大きい黒い体

欧州クマネズミ 小樽港で繁殖中

外来種の欧州クマネズミが全国の港湾で唯一、小樽港で繁殖していることが研究者の調査で分かった。ロシア船の入港数の増加に応じて捕獲数も増えており、ロシア船が持ち込んだとみられている。調査したのは厚生労働省神戸検疫所の鈴木正太郎長や北大・検査検査センター長や北大大学院地球環境科学研究科の鈴木仁助教授。調査結果は来年七月札幌で開かれる国際哺乳類学会で発表する。

北大の鈴木助教授によると、クマネズミはアジア型と欧州型に分けられる。アジア型はしっぽを除く体長が一七センチ前後、色は黄が茶で腹部は白。道内にはあまりいないが、本州以南や中国、東南アジアなどの都合にすまいついている。一方、欧州型は体長は二〇センチ前後とひと回り大きく、全身が黒い。欧米やオセアニアに広く分布している。横濱など全国約三十港でネズミの調査を続けている神戸検疫所の鈴木センター長が、小樽検疫所や販除業者への聞き取りのほか、小樽港の倉庫

小樽港で捕獲された欧州型のクマネズミ（東京農大の土屋公幸教授提供）

96年から捕獲数増 ロシア船が持ち込む？

なを調査した結果、欧州型のクマネズミは一九九六年に初めて八匹捕獲され、九七年は百八匹に急増。九八年はアタがいないが九九年は二百八十六匹、二〇〇〇年は百四十二匹だった。

小樽港へのロシア船の入港は九〇年代に入ってから急増し、九七年に年間千隻を超えた。そのため鈴木センター長はクマネズミはロシア船とともにやって来たと思われる」と推測する。ただ、同じようにロシア船が入る稚内などの他港でなぜ繁殖していないのかは「分からない」といふ。北大獣医学部の昭和宏明助教授は捕獲された小樽のクマネズミのウイルス検査を行い、人に感染を引き起こすハシタウイルスを検出して生息しているエゾヤクナズミからも検出されているが、昭和宏明助教授は「小樽の港湾地区ではネズミの餌になやまなものの放置を避け、定期的な捕獲を続ける必要がある」と話している。

図4. 小樽にオウシュウ型のクマネズミが出現
北海道新聞(2004年12月30日)より。

図5. トゲネズミと奄美大島産由来細胞の染色体
マウスのX染色体ブロープを用いてトゲネズミ雌個体(2n=25)のZoo-FISHを行ったところ、X染色体は1本のみ特定された(Arakawaら2002)。生体写真は土屋公幸氏撮影。

構造が変容している種であると思われる。遺伝学的手法で彼らの現代における移動履歴を追跡する必要があるのではないだろうか。人獣共通感染症の関係もあり、今後も目がはなせない。しかし、大陸のクマネズミの集団構造の解析は、その広域分布、歴史の古さから、かなり複雑で、全容解明にはまだ時間がかかりそのような気配である。

5. 実際の進化の中でのゲノムの改変作業を理解する

5.1. Y染色体の消失

数百万年の間のゲノムの変化は十分に目を見張るも

のがある。その際たる例をトゲネズミにみる事ができる。トゲネズミ(*Tokudaia osimensis*)は、南西諸島の奄美大島、徳之島、および沖縄本島に棲息する日本固有の野生のネズミである。このネズミは3島それぞれにおいて異なった核型をもっており、奄美大島産は2n=25、徳之島産は2n=45、そして沖縄本島産は2n=44となっている。特に奄美大島産と徳之島産の個体は染色体数が奇数でX0型の核型をもち、雌雄差はない。トゲネズミは国の天然記念物に指定されており、近年棲息環境の悪化から急激に個体数が減少しているため、捕獲は困難な状況となっている。

奄美大島産および徳之島産トゲネズミ雌雄個体それぞれのゲノム DNA と、北海道大学創成科学研(旧理学部附属動物染色体研究施設)に保存されている細胞を用いて X 染色体の解析とヒト・マウスにおける Y 染色体連鎖遺伝子のトゲネズミホモログの解析を行った(Arakawa ら 2002)。マウスの X 染色体特異的ペインティングプローブを用いてトゲネズミの染色体に Zoo-FISH を行った結果、奄美大島産個体および徳之島産個体ともに X 染色体のみが特異的に染色された(図 5)。二つの Y 染色体遺伝子、Tspy (testis-specific protein Y) 遺伝子と Zfy 遺伝子について FISH マッピングを行ったところ、X 染色体の長腕末端部がマップされた(Arakawa ら 2002)。トゲネズミにおいては、Y 染色体の一部が X 染色体に転座していると考えられた。現在、北海道大学創成研究機構において、トゲネズミの性決定機構をめぐる謎の解明にむけた研究が行われている。

5.2. ロバートソニアン型変異

ヒト ($2n=46$) は近縁なチンパンジー ($2n=48$) やゴリラ ($2n=48$) と比較し、ロバートソニアン型の核型変異が生じており、その種分化初期段階における核型変異の影響が議論されている。アカネズミにおいてまさに同じ染色体数の同じロバートソニアン型変異を観察することができ、まさに系統分化のまっただ中の中で核型変異の役割を推察する上で格好の研究対象となっている。

図 2 にはミトコンドリア DNA の変異の解析結果がすでに示されている。これから、核型変異の境界線を越えて、遺伝子は流動していることがわかる。核の遺伝子の解析においても同様の結果が得られている(Tomozawa ら 未発表)。これより、核型の変異は遺伝子流動に大きな影響を及ぼしてはいないことが理解できる。さて、ここで興味ある問題点が浮上する。つまり、遺伝子や個体は境界線を越えて自由に流動しているにも関わらず、ロバートソニアン型変異がなぜその境界線に留まっていられるかが疑問となる。Saitoh と Obara (1988) はこの問題に解答例を示している。雑種型 ($2n=47$) の減数分裂時には $2n=46$ 、 $2n=48$ のホモ型と比較し、有意に異常が観察されることを示し、heterozygote disadvantage により、post-meiotic な隔離が引き起こされていることを推察している。すなわち、境界線を越えて移動する個体数は極端に限られているので、問題の染色体は常にヘテロで保たれていることが予想される。核型がヘテロとなった個体は、子供を

多く産めない。よって、境界線を越えたロバートソニアン型変異の当該染色体は、いずれ集団から消えていくのであろう。一方、他の染色体上の遺伝子やミトコンドリア DNA は、 $2n=47$ からのホモ型の子孫を介して遺伝子の交流が起きているものと考えられる。問題の染色体上の遺伝子において遺伝子流動がどの程度妨げられているかといった問題等、多くの興味深い問題が残されている。

5.3. 核遺伝子の塩基多様性

ヒトは核の遺伝子をチンパンジーと比較すると数%の塩基の違いが認められ、ヒトの集団で比較するとおよそ 0.1% の塩基の多様度があることが報告されている。そして、この集団中の多様度は進化過程における 1 万人という有効集団サイズに起因するとされている。この遺伝的多様性のレベルが本当にどのような要因により規定されてくるのかは興味あるところである。上述のように系統解析の過程の中で核の遺伝子の配列を解析していくと、その多様度は種によって大きく異なっていることを実感できる。例えば、アカネズミ類を例にとろう。アカネズミ類 (*Apodemus* 属) は日本には 3 種生息し、うちアカネズミとヒメネズミは日本固有種で、ハントウアカネズミは北海道のみに生息する。これら 3 種で 2 つの遺伝子で塩基多様度の比較を試みたところ、大きな違いがあることが判明した。広い分布域を持ち、大陸産個体もあわせて解析したハントウアカネズミの塩基多様度は IRBP (1152 bp) 領域において、およそ 0.1%、日本固有種のアカネズミはおよそ 0.5%、ヒメネズミはおよそ 1% であった。分布域の広さには関係はなさそうである。RAG1 (1002 bp) の同様の解析においても同様の傾向が認められた。それぞれの種が持つ、ある特定の遺伝的多様性のレベルが、どのような歴史的経緯で決定されたのか論じる上で、日本産および大陸産の種を比較検討することは有益であろう。さらに、集団レベルでの遺伝的多様性のレベルの違いを比較検討することも重要である。前述したようにアカネズミの島集団は自然分布であり、数十万年間隔離された集団における遺伝的改変の状況を把握するには絶好の材料である。

5.4. 毛色に関する遺伝子の進化

最後に、遺伝子が進化的時間の中で、まさにどのような力によって改変を行っているのかを知ることは時代の流れでもあり、是非とも押し進めていきたいところである。身近な野生の哺乳類を対象にそのようなこ

とを学ぶことは可能である。ここでは、イタチ科動物の毛色の遺伝子の改変について紹介したい。イタチ科はミンクやクロテンでみられるように、種間、種内の毛色の変異性が豊かであることで知られる。哺乳類の毛色に関する遺伝子は多々あるが、中でもMC1Rは有名である。イタチ属8種、テン属8種においてこの遺伝子の前半領域を比較した解析の結果、テン属には欠失があることが判明した(Hosodaら 2005)。面白いのはこの欠失があるからといって種間の毛色の違いとの対応がつかないことである。しかし、一方で、クロテンにおいては、北海道内で塩基の多型があり、毛色の多型と関連性が示唆された。また、非同義置換/同義置換(dN/dS)比をみると、テン属で1.4、イタチ属で1.0であった(Hosodaら 2005)。すなわち、一般の遺伝子領域に比較し、MC1R遺伝子領域においては、アミノ酸置換を伴う変異が、進化的過程の中で高頻度に出現しているのである。一方、同じ領域をネズミ類で比較すると0.4程度とかなり低い。それでもこの値はIRBP、RAG1といった遺伝子の値より大きい。イタチ科動物の場合は天敵対策というよりも性選択のほうに重きがあり、ネズミ類の場合にはなるべく保守的であるほうがよいという力が働いているのかもしれない。毛色の遺伝子がどのような力を受けて進化するかは興味深い問題である。野生生物が示す様々な形質の変異に着目することで、その形質の責任遺伝子群の進化における変化の究極的意味合いを理解する手がかりを得ることができるものと考えている。

6. まとめ

東アジアの哺乳類相はアカネズミ属をはじめとして、第三紀後期の過去1000万年間の進化的時間の中で形成されてきた。また、種内の遺伝的多様性をみると、日本列島をはじめとして南北に長い地形の複雑さと第四紀の地球環境の変動の中から構築されてきたことがうかがえる。素性が明らかにされつつある日本産小型哺乳類を題材として、生物の多様性を理解する上で有益な遺伝学的解析を画策することが可能となっている。

謝辞

本研究は次の方々をはじめ、多くの方々の多大なるご協力を得て行われました。ここに厚く謝意を表します(敬称略)。森脇和郎(理研バイオリソースセンター)、米川博通(東京都臨床科学研究所)、土屋公幸(東京農業大学農学部畜産学科野生動物学研究室)、岩佐真宏

(日本大学生物資源科学部動物資源科学科野生動物学研究室)、篠原明男(宮崎大学フロンティア科学実験総合センター)、佐藤淳(福山大学生命工学部生物工学科動物細胞工学研究室)、松田洋一(北海道大学創成科学研)、梅原千鶴子(北海道大学創成科学研)、鈴木荘介(神戸検疫所)、細田徹治(耐久高校)。

引用文献

- Arakawa Y, Nishida-Umehara C, Matsuda Y, Sutou S, Suzuki H. 2002. X chromosomal localization of mammalian Y-linked genes in two XO species of Ryukyu spiny rat. *Cytogenetic and Genome Research*, 99: 303–309.
- Chinen AA, Suzuki H, Aplin KP, Tsuchiya K, Suzuki S. 2005. Preliminary genetic characterization of two lineages of black rats (*Rattus rattus sensu lato*) in Japan, with evidence for introgression at several localities. *Genes and Genetic Systems*, (in press).
- Hosoda T, Sato JJ, Shimada T, Campbell KL, Suzuki H. 2005. Independent nonframeshift deletions in the MC1R gene are not associated with melanistic coat coloration in three mustelid lineages. *Journal of Heredity*, 96: 607–613.
- Iwasa MA, Suzuki H. 2002. Evolutionary networks of maternal and paternal gene lineages in voles (*Eothenomys*) endemic to Japan. *Journal of Mammalogy*, 83: 852–865.
- Iwasa MA, Suzuki H. 2003. Intra- and interspecific genetic complexity of two *Eothenomys* species in Honshu, Japan. *Zoological Science*, 20: 1305–1313.
- 森脇和郎. 1999. ネズミに学んだ遺伝学. 岩波書店. 東京.
- Saitoh M, Obara Y. 1988. Meiotic studies of interracial hybrids from the wild population of the large Japanese field-mouse, *Apodemus-speciosus-speciosus*. *Zoological Science*, 5: 815–822.
- Sato JJ, Hosoda T, Wolsan M, Suzuki H. 2004. Molecular phylogeny of arctoids (Mammalia: Carnivora) with emphasis on phylogenetic and taxonomic positions of the ferret-badgers and skunks. *Zoological Science*, 31: 111–118.
- Shinohara A, Campbell KL, Suzuki H. 2003. Molecular phylogenetic relationships of moles, shrew-moles and desmans from the New and Old Worlds. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 27: 247–258.

- Shinohara A, Suzuki H, Tsuchiya K, Zhang Y-P, Luo J, Jiang X-L, Wang Y-X, Campbell KL. 2004. Evolution and biogeography of talpid moles from Continental East Asia and the Japanese Islands inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Zoological Science*, 21: 1177–1185.
- 鈴木仁. 2002. 日本産野生ネズミ類の起源と地理的変異. *生物の科学 遺伝*, 56(2): 57–61.
- 鈴木仁. 2003. 保全遺伝学. “第10章小型哺乳類”(小池裕子・松井正文). 159–174. 東京大学出版会. 東京.
- Suzuki H, Sato JJ, Tsuchiya K, Luo J, Zhang Y-P, Wang Y-X, Jiang X-L. 2003. Molecular phylogeny of wood mice (*Apodemus*, Muridae) in East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80: 469–481.
- Suzuki H, Yasuda SP, Sakaizumi M, Wakana S, Motokawa M, Tsuchiya K. 2004. Differential geographic patterns of mitochondrial DNA variation in two sympatric species of Japanese wood mice, *Apodemus speciosus* and *A. argenteus*. *Genes and Genetic Systems*, 79: 165–176.
- Terashima M, Furusawa S, Hanzawa N, Tsuchiya K, Suyanto A, Moriwaki K, Yonekawa H, Suzuki H. 2005. Phylogeographic origin of Hokkaido house mice (*Mus musculus*) as indicated by maternal, paternal and biparental inheritance molecules. *Heredity* (in press)
- Tsuchiya K, Suzuki H, Shinohara A, Harada M, Wakana S, Sakaizumi M, Han S-H, Kryukov AP. 2000. Molecular phylogeny of East Asian moles inferred from the sequence variation of the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Genes and Genetic Systems*, 75: 17–24.
- Yamada F, Takaki M, Suzuki H. 2002. Molecular phylogeny of Japanese Leporidae, the Amami rabbit *Pentalagus furnessi*, the Japanese hare *Lepus brachyurus*, and the mountain hare *Lepus timidus*, inferred from mitochondrial DNA sequences”. *Genes and Genetic Systems*, 77: 107–116.