

学 位 論 文 題 名

Phylogeny and taxonomy of the red-backed voles
in Far East Asia

（極東産ヤチネズミ類における系統分類学的研究）

学位論文内容の要旨

極東産ヤチネズミ類は、ユーラシア大陸・北海道・クリル諸島に分布する *Clethrionomys* 属と、本州・四国・九州・および韓半島に分布する *Eothenomys* 属に一般的には分類される。このうち *Clethrionomys* 属は系統分類学的に異論の少ない分類群で、タイリクヤチネズミ (*C. rufocanus*, 以下タイリクヤチ), ムクゲネズミ (*C. rex*, 以下ムクゲ), ヒメヤチネズミ (*C. rutilus*) の3種が認められている。一方 *Eothenomys* 属は、特に本州産について異なる2つの系統分類学的見解が提唱され、そのうち、近年多くの研究者に支持されている分類体系は、東日本に分布するヤチネズミ (*E. andersoni*, 以下ヤチ) と北東北地方を除く全域に分布するスミスネズミ (*E. smithii*, 以下スミス) の2種を認める。また、ヤチには東北地方・中部山岳地帯・紀伊半島の個体群、スミスには東日本・西日本の独立した個体群がそれぞれ認められ、独立種にすべきという意見もある。さらに韓半島に分布するコウライヤチネズミ (*E. regulus*, 以下コウライヤチ) との系統関係や、長野県長野市から得られた未同定種 (*Eothenomys* sp.) の分類学的位置付けなどが未だ不明で、*Eothenomys* 属についての系統分類学的再検討が必要であった。そこで本研究では、細胞遺伝学的・分子遺伝学的手法を用いて系統関係を明らかにし、形態学的知見も加えて、これらヤチネズミ類の分類体系を再検討した。ヤチネズミ類は細胞遺伝学的に大きく2つの核型, "glareolus"型と"rufocanus"型にわけられ、上記のヤチネズミ類はヒメヤチネズミを除き全て"rufocanus"型に属することが知られ、本研究ではこの"rufocanus"型の分類群のみを対象とした。

まず、これらヤチネズミ類における核学的解析では、性染色体にのみ変異が観察された。各種分染法の解析結果では、タイリクヤチとムクゲは同一の性染色体を保持していた。また *Eothenomys* 属では、スミスとコウライヤチの間に Y 染色体の偏動原体逆位が認められた。ヤチでは地域ごとに性染色体が分化しており、中でも紀伊半島個体群では、X 染色体がスミスと同じ形態であった。さらに *Eothenomys* sp. は、ヤチの紀伊半島個体群に認められる X 染色体と中部山岳地帯個体群に認められる Y 染色体の組み合わせを保持していた。さらに、東北地方個体群でも、同様の X 染色体が新たに観察された。以上より、これらヤチネズミ類では、タイリクヤチ・ムクゲ・スミス・コウライヤチ・ヤチ-*Eothenomys* sp. の、3つの性染色体グループの存在が明らかになった。

さらに分子遺伝学的にミトコンドリア DNA チトクローム b 遺伝子の塩基配列を決定し、系統関係を推定した。得られた塩基配列より作成した *Clethrionomys* 属の系統樹では、種ごとにクラスターが形成されたが、タイリクヤチは地域間で大きな変異が認められ、北海道一

クリル諸島、サハリン・沿海州、カムチャッカの3グループに大別された。これらの結果は、氷期・間氷期に見られた陸橋と海峡の形成により、移入および個体群間・個体群内分化がくり返された歴史的背景に起因するものであり、種内における複雑な遺伝子系統の存在が明らかになった。一方、*Eothenomys* 属では極めて複雑なクラスター形成が認められた。まず、ヤチの中でも紀伊半島個体群は2つの明確に異なる遺伝子系統を保持しており、一方は固有であるが、もう一方は他の個体群および四国以外のスミス個体群と近縁であった。スミスも、四国個体群だけは *Clethrionomys* 属との近縁性を示し、コウライヤチも同様であった。さらに、従来同じ個体群と考えられてきたヤチ中部山岳地帯個体群は、遺伝子レベルで2つの系統があることがわかり、全体としてヤチは地域孤立個体群から構成されていることが判明した。また、*Eothenomys* sp. はヤチ中部山岳地帯個体群と近縁性が得られたが、1個体のみスミスとの近縁性が見られた。このことから *Eothenomys* sp. は、少なくともヤチとスミスのゲノム構成を部分的に保持していることが明らかになった。

同様に、Y 染色体上の遺伝子 *Sry* の塩基配列を決定し、そこに含まれる反復配列の様態から、類縁関係を推定した。まず、*Clethrionomys* 属では、ムクゲに多型は観察されなかったが、タイリクヤチは北海道・サハリン、およびそれ以外の地域の2つのタイプが存在し、Y 染色体の形態的分化との相関が認められた。一方 *Eothenomys* 属では、スミスのみに多型が認められなかったが、ヤチとコウライヤチではそれぞれ多型が観察された。特にヤチはミトコンドリア DNA 同様、紀伊半島個体群内での著しい変異が認められたが、*Eothenomys* sp. はヤチ中部山岳地帯個体群と全く同じ塩基配列を保持していた。このヤチネズミ類における *Sry* の変異は、全体としてミトコンドリア DNA の遺伝子系統と同様のパターンが得られた。

さらに、*Eothenomys* sp. の系統的な位置付けを明確にするために、本州産 *Eothenomys* 属内でのリボソーム RNA 遺伝子スペーサー領域について制限酵素断片長多型 (RFLP) の解析を行った。その結果、ヤチでは東北地方・中部山岳地帯・紀伊半島の各個体群に該当する遺伝子型、*Eothenomys* sp. では2つの遺伝子型、スミスでは紀伊半島産とそれ以外の遺伝子型がそれぞれ認められ、その中でも紀伊半島産ヤチと紀伊半島産スミスが部分的に同じ制限酵素サイトを有していた。それ以外は種ごとに特異的なサイトが見られ、*Eothenomys* sp. は独自のサイトも保持していたが、全体としてはヤチ型を呈した。この RFLP の解析結果は、過去のヤチ・スミス祖型個体群間における1回以上の遺伝的交流の存在を示唆しており、先述の核学的および塩基配列から得られた結果と相反しないものであった。

一方、形態学的解析から *Eothenomys* sp. の分類学的な位置付けを明確にするため、形態計測値および頭骨の形質を本州産 *Eothenomys* 属内で比較検討した。*Eothenomys* sp. の頭骨は部分的にヤチとスミスの中間型を示すような形質を保持していたが、ヤチとスミスを決定的に識別できる後足長・尾長の関係、および頭骨基長を考慮すると *Eothenomys* sp. はヤチの一地域変異型の範疇に含まれた。*Eothenomys* sp. が中間型のような形質を呈するのは、遺伝的にスミスネズミの要素を含んでいるためか、あるいは通常の生息域より極めて低標高に生息するために、その環境条件へ適応したものと考察された。

以上より、ヤチネズミ類が系統分類学的に混乱を招いてきた原因は、のちに独立種へと分化した祖型個体群間での交雑と、地理的要因による移入・遺伝的交流・孤立個体群の形成がもたらした複雑なゲノム構成の存在にあると考察された。分類学的には、*Clethrionomys* 属のタイリクヤチ・ムクゲ、*Eothenomys* 属のヤチ (*Eothenomys* sp. を含む)・スミス・コウライヤチの計5種を認めるのが妥当であると結論付けられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 木 村 正 人
副 査 教 授 高 木 信 夫
副 査 教 授 松 田 洋 一
副 査 助 教 授 鈴 木 仁

学 位 論 文 題 名

Phylogeny and taxonomy of the red-backed voles in Far East Asia

(極東産ヤチネズミ類における系統分類学的研究)

極東産ヤチネズミ類（以下ネズミを省略）は、沿海州・津軽海峡以北に分布する *Clethrionomys* 属（タイリクヤチ・ムクゲ）と、津軽海峡以南および韓半島に分布する *Eothenomys* 属（ヤチ・スミス・コウライヤチ）に一般的には分類されている。しかし、日本産 *Eothenomys* 属については、2つの分類体系が提唱されていたり、また、韓半島のコウライヤチと日本産ヤチ類との関係、さらには中部地方の未同定種（*Eothenomys* sp., 以下 sp.）の分類上の位置付け、など不明なことも多く、系統分類学的再検討が課題となっていた。申請者は、細胞遺伝学的・分子遺伝学的手法を用いてヤチ類の系統関係を明らかにし、さらに形態学的知見も加え、これらヤチ類の分類体系の再検討に取り組んだ。

まず核学的解析より、ヤチ類では性染色体にのみ変異が認められること、タイリクヤチとムクゲは同一の性染色体構成を保持すること、*Eothenomys* 属におけるスミス・コウライヤチ間に Y 染色体偏動原体逆位が認められること、さらに sp. は、ヤチの紀伊半島個体群が持つ X 染色体と中部山岳地帯個体群が持つ Y 染色体の組み合わせを保持していることを明らかにした。この結果に基づき、申請者は、これらヤチ類では、タイリクヤチ・ムクゲ、スミス・コウライヤチ、ヤチ-sp. の、3つの性染色体グループを認めるに至った。

次に申請者は、ミトコンドリア DNA 遺伝子の塩基配列の解析により、ヤチ類の系統関係を推定した。その結果、*Clethrionomys* 属では、タイリクヤチにおいて、塩基配列に、北海道・クリル諸島、サハリン・沿海州、カムチャッカの3グループが認められた。一方、*Eothenomys* 属の系統樹では極めて複雑なクラスター形成が得られ、ヤチ・紀伊半島個体群は2つの異なる遺伝子系統を保持すること、そしてスミス・四国個体群・コウライヤチは *Clethrionomys* 属と近縁であることを明らかにした。さ

らに、従来同じ個体群と考えられていたヤチ中部山岳地帯個体群に、少なくとも2つの遺伝子系統があり、小さな孤立個体群が形成されている可能性があることを示した。また、sp.はヤチと近縁性が認められたが、1個体のみスミスとの高い近縁性が示された。以上の結果は、少なくともヤチとスミスのゲノム構成に部分的混合があり、過去に両者間で遺伝的交流が起こっていることを想定すれば矛盾なく解釈されることを示した。

またミトコンドリア DNA と同様、Y 染色体上の遺伝子 *Sry* の塩基配列を決定し、そこに含まれる反復配列から類縁関係を推定した。まず *Clethrionomys* 属では、タイリクヤチにおいて多型が観察され、そのパターンは Y 染色体の形態的分化と相関が認められた。一方 *Eothenomys* 属では、ヤチとコウライヤチでのみ多型が観察された。これらの *Sry* 変異のパターンは、ミトコンドリア DNA の変異に基づく系統樹と基本的には一致していた。

さらに申請者は、本州産 *Eothenomys* 属内での核リボソーム RNA 遺伝子について制限酵素断片長多型の解析を行った。その結果、ヤチでは東北地方、中部山岳地帯、紀伊半島の各個体群に固有な遺伝子型、sp.では2つの遺伝子型、スミスでは紀伊半島産とそれ以外の固有な遺伝子型がそれぞれ認められ、その中でも紀伊半島産のヤチとスミスが部分的に同じ制限酵素サイトを有していたことを明らかにした。この多型解析の結果からも、塩基配列の解析と同様、過去にヤチ・スミス祖先個体群間で遺伝的交流が起こったという可能性を示した。

また、形態形質を本州産 *Eothenomys* 属内で比較し、特に sp.の分類を検討した。Sp.の頭骨は、部分的にヤチとスミスの中間型の形質を保持していたが、ヤチとスミスを識別している後足長・尾長の関係より、sp.はヤチであると結論付けられた。Sp.が中間型のような形質を呈するのは、遺伝的にスミスの要素を含んでいるためか、あるいは生息地の環境条件への適応がもたらしたものと考察した。

以上より申請者は、ヤチ類が系統分類学的に混乱を招いてきた原因は、のちに独立種へと分化した祖先個体群間での交雑と、地理的要因による移入、遺伝的交流、そして孤立個体群の形成がもたらした複雑なゲノム構成の存在にあると考察し、ヤチ類を *Clethrionomys* 属のタイリクヤチ、ムクゲ、*Eothenomys* 属のヤチ (sp.を含む)、スミス、コウライヤチの計5種とする分類体系が妥当であると結論付けた。

このようにこの類の系統分類学的問題を解決するには、多くの地域から得られたサンプルを基に、できる限り多くの形質を調べ、それらを統合的に判断する必要がある。本研究は、その要請に十分応えており、今後の自然史研究において、先鞭となるものであると考えられる。

よって審査員一同はこれらの成果を高く評価し、また研究者として資質や、大学院課程における研鑽や単位取得なども併せて考慮し、申請者が博士（地球環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有すると判断した。