

学 位 論 文 題 名

Molecular Phylogeny and Biogeography of
Rattus sensu lato

（クマネズミ属および類縁属群の分子系統と生物地理）

学位論文内容の要旨

クマネズミ属および類縁属群はネズミ亜科の一員で、インド、東南アジア、オセアニア域を中心に分布し、哺乳類の中で最も種の多様度の高いグループを形成する。農林業上、害獣として位置付けられ、人獣共通感染症の宿主でもあり、人類社会へのインパクトは大きい。一方で、その分類学、系統学上の位置付けは未完成であり、進化的背景も明らかにされていない。本研究は、ミトコンドリアDNAおよび核遺伝子の分子系統学的マーカーを用い、（１）主要系統の系統関係、（２）東南アジア、オセアニアのネズミ類の生物地理学的位置付け、および（３）種クマネズミの遺伝的構造を明らかにすることを目的とした。

その結果、クマネズミ属および類縁属群は、*Maxomys*、*Niviventer*、*Rattus* の３つ主要グループで構成され、３番目の *Rattus* グループは他の類縁属群のほぼすべてを含むことが明らかとなった。クマネズミ属とハツカネズミ属の推定分岐年代を化石データに基づき 1200 万年前としたとき、塩基置換度の比較から *Maxomys* の分岐は 800 万年前、*Niviventer* と *Rattus* の分岐は 700 万年前と推定された。この時期に東南アジア大陸部およびスマトラ、ジャワ、ボルネオのインドネシア島嶼部において３系統群が定着したものと推定された。この３系統グループは、およそ 200-300 万年前にいっせいにグループ内において系統の展開を開始したことが明らかとなった。以上のように、800-700 万年前と 200-300 万年前の同調的な系統分化が認められたことから、クマネズミ類の進化と地球規模の環境変化と強い関連があったことが示唆された。

200-300 万年前以降の *Niviventer* グループの系統分化のパターンを調べたところ、２つの系統群の存在が明らかとなった。一つは東南アジア、もう一つは北はネパールから南はインドネシア諸島に連なる地域にそれぞれ展開するものであった。インドシナ半島東部に固有種が生息するという事実も考慮し、*Niviventer* グループは大陸部を中心に、地理的な分画化が系統分化に重要な働きをしたものと思われた。本グループを含め、クマネズミ属の仲間は同一地域に２種以上の種が生息できるという生態学的許容性があり、地理的分画化と広域分散の繰り返しにより、系統の重層化が行なわれ、種の多様化が計られたものと推察された。

Rattus グループは、インドからインドネシアおよびオセアニアを含む地域に広域に展開す

る。上述のように、200-300 万年前より系統分化を開始し、数回の系統の分散により種の多様性が達成されたものと推察された。初期の分散ではインド(*Bandicota* 祖先系統)、フィリピン(*Berylmys* 等の祖先系統)、インドネシア島嶼(スマトラ、ボルネオ、ジャワ;*Sundamys* 祖先系統)、沖縄(*Diplothrix* 祖先系統)、スラウェシ(*Bunomys* 祖先系統)を系統育成の拠点地域としてそれぞれ固有の系統が根付いたものと推察された。さらにこの時期に第 2 回目の系統分散を引き起こす系統が生じ、*Rattus norvegicus*、*Diplothrix* (沖縄固有)、*Rattus xanthurus* 種群(species group)、そして *Rattus rattus* 種群が派生したものと推察された。引き続いて、*Rattus xanthurus* 種群はスラウェシからニューギニア経由でオーストラリアに進出し、*Rattus rattus* 種群はインドシナ半島、スラウェシを含むインドネシア島嶼において、*R. rattus*、*R. exulans*、*R. argentiventer*、*R. hoffmanni*、*R. ratoides*、*R. losea*、*R. nitidulus* を始めとする多数の種に系統分化したことが示唆された。以上のように、*Rattus* グループはフィリピン、ニューギニアを含めたインドネシア島嶼群の地理的区画を拠点とし、複数回の移入と分断により高度の種の多様化が実現したものと考えられた。生息環境や体サイズにおいて多様であることも種の多様化に貢献しているものと思われた。

Rattus グループのクマネズミ種群は、広域分布を示し、その代表種であるクマネズミ(*Rattus rattus*)はインド、東南アジア、オセアニア地域を起源とし、現在は人為的移入により世界にくまなく分布する。このクマネズミは分類学的に混乱し、核型や形態の違いからアジア型(2n=42)とオセアニア型(2n=28)に暫定的に分類されている。クマネズミの遺伝的構造を明らかにするために、小樽、東京、小笠原、志布志、宮崎、鹿児島島の 6 地点からのクマネズミにおいて、核型の解析を施し、ミトコンドリア DNA のチトクローム *b* 遺伝子(1140 bp)と核遺伝子 IRBP(1152 bp)の解析を行なった。その結果、小樽産は 2n=38 を示し、他は 2n=42 であった。チトクローム *b* 遺伝子では小樽産と他の地域のものとは 3.6% の塩基置換度が認められた。ただし、鹿児島産個体のほとんどは小樽タイプであった。IRBP 遺伝子においては、小樽は固有のタイプを示し、他の地域はアジア型とみられる 2 つのタイプが混在していた。ただし、小笠原産個体においては小樽タイプも散見された。以上の結果からクマネズミにはアジア型やオセアニア型と称されるように、大きく分化した複数の地域系統が存在することを示唆された。

以上のように、本研究はクマネズミ属群の系統関係の概要を明らかにするとともに、第三紀後期以降の地史を含めた地球環境の変動や、種分化および種内の遺伝的多様性の創出・維持機構解明に有益な情報をもたらした。さらに今後、解析種数、採集地点、解析個体、分子マーカー数を増加し、同様の解析を行なうことにより、クマネズミ属の進化の全容解明に近付くことができると期待される。

学位論文審査の要旨

主 査 助 教 授 鈴 木 仁

副 査 教 授 木 村 正 人

副 査 教 授 松 田 洋 一

学 位 論 文 題 名

Molecular Phylogeny and Biogeography of *Rattus sensu lato*

(クマネズミ属および類縁属群の分子系統と生物地理)

クマネズミ属およびその類縁属群はネズミ亜科の一員で、インド、東南アジア、オセアニア域を中心に分布し、哺乳類の中で最も種の多様度の高いグループを形成する。農林業上、害獣として位置付けられ、人獣共通感染症の宿主でもあり、人類社会へのインパクトは大きい。一方で、その分類学、系統学上の位置付けは未完成であり、進化的背景も明らかにされていない。本研究は、ミトコンドリアDNAおよび核遺伝子の分子系統学的マーカーを用い、(1)主要系統の系統関係の解明、(2)東南アジア、オセアニアのネズミ類の生物地理学的位置付け、および(3)種クマネズミの遺伝的構造の解明を主目的とした。

第1章は、クマネズミ属およびその類縁属群は、*Maxomys*, *Niviventer*, *Rattus* の3つの主要グループで構成されることを明らかにした。クマネズミ属とハツカネズミ属の推定分岐年代を化石データに基づき1200万年前としたとき、塩基置換度の比較から *Maxomys* の分岐は800万年前、*Niviventer* と *Rattus* の分岐は700万年前と推定された。この3系統グループは200-300万年前にそれぞれのグループ内で放散的な系統分化があったことが示された。クマネズミ類の進化と地球規模の環境変化と強い関連があったことも示唆された。

第2章では *Maxomys* グループの系統の展開の歴史が分子系統学的に解析され、インドネシア、フィリピンの島嶼群の地理的構造が系統分化の主要な役割を担い、過去200-300万年間の島嶼間の断続的な接続と解離が系統分化の大きな原動力となっていることが明らかにされた。

第3章では200-300万年前以降の *Niviventer* グループの系統分化のパターンが分子系統学的手法を用いて検討され、1)中国、2)ベトナム、3)東南アジアの3つの系統群が存在することを明らかにした。インドシナ半島東部に固有の系統が存在するという事実からも、*Niviventer* グループは大陸部の地理的構造が系統分化に重要な役割を担ったと考えられた。本グループを含め、クマネズミ属の仲間は同一地域に2種以上の種が生息できるという生態学的許容性があり、地理的分画化と広域分散の繰

り返しにより、系統の重層化が行われ、種の多様化が計られたものと推察された。

第4章では、インドからインドネシアおよびオセアニアを含む広域な地域に展開する *Rattus* グループの進化的パターンが検討された。200-300 万年前より系統分化を開始し、数回の系統の分散により種の多様性が達成されたものと推察された。初期の分散ではインド(*Bandicota* 祖先系統)、東南アジア大陸部(*Berylmys* の祖先系統)、フィリピン(*Paruromys* 等の祖先系統)、インドネシア島嶼(スマトラ、ボルネオ、ジャワ:*Sundamys* の祖先系統)、沖縄(*Diplothrix* の祖先系統)、スラウェシ(*Bunomys* 祖先系統)を系統育成の拠点地域としてそれぞれ固有の系統が根付いたものと推察された。さらに、*Rattus marmosuruss* 種群はスラウェシからニューギニア経由でオーストラリアに進出し、*Rattus rattus* 種群はインドシナ半島、スラウェシを含むインドネシア島嶼において、*R. rattus*、*R. exulans*、*R. argentiventer*、*R. hoffmanni*、*R. losea*、*R. nitidulus* を始めとする多数の種に系統分化したことが示唆された。以上のように、*Rattus* グループはフィリピン、ニューギニアを含めたインドネシア島嶼群の地理的区画を拠点とし、複数回の移入と分断により高度の種の多様化が実現したものと考えられた。生息環境や体サイズにおいて多様であることも種の多様化に貢献しているものと思われた。

第5章では、*Rattus* グループの代表種であるクマネズミ(*Rattus rattus*)の系統地理学的パターンが検討された。クマネズミはインド、東南アジア、オセアニア地域を起源とし、現在は人為的移入により世界にくまなく分布する。このクマネズミは分類学的に混乱し、核型や形態の違いからアジア型(2n=42)とオセアニア型(2n=38)に暫定的に分類されている。クマネズミの遺伝的構造を明らかにするために、小樽、東京、小笠原、志布志、宮崎、鹿児島島の6地点からのクマネズミにおいて、核型の解析を施し、ミトコンドリア DNA のチトクローム *b* 遺伝子(1140 bp)と核遺伝子 IRBP(1152 bp)の解析を行った。その結果、小樽産は 2n=38 を示し、他は 2n=42 であった。チトクローム *b* 遺伝子では小樽産と他の地域のものとは 3.6%もの塩基置換度が認められた。ただし、鹿児島産個体のほとんどは小樽タイプであった。IRBP 遺伝子においては、小樽は固有のタイプを示し、他の地域はアジア型とみられる2つのタイプが混在していた。ただし、小笠原産個体においては小樽タイプも散見された。以上の結果からクマネズミには遺伝的に分化したグループが存在するものの、その地理的構造は雑種形成により大きく変容しつつあることが示唆された。

審査員一同は、本研究がクマネズミ属群の系統分化の概要を明らかにしたことを高く評価し、また研究者としても誠実かつ熱心であり、大学院過程における研鑽や取得単位なども併せ申請者が博士(地球環境科学)の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。