

学位論文題名

Molecular Phylogeny of  
the Family Mustelidae (Carnivora, Mammalia)

(食肉目イタチ科の分子系統学的研究)

学位論文内容の要旨

イタチ科 (Mustelidae; Carnivora) は哺乳綱食肉目において最大の種数を有し、その分布域は全北区、旧熱帯区、新熱帯区と地球上における広大な地域を占めることから、多くの生態系において最もよく見られる肉食哺乳類として知られている。生息環境も多種多様であり、イタチ類、テン類、アナグマ類、カワウソ類、スカンク類等が、ツンドラから熱帯雨林、砂漠から河川・海洋まであらゆる環境に適応し、その結果イタチ科は他に類を見ない形態学的・生態学的多様性を示す。これまで多くの研究者がこの著しい多様化の特性や成り立ちを理解することを試みてきたが、この顕著な多様化は逆説的に体系学的研究領域において絶え間ない議論を引き起こしてきた。その理由としては、19世紀初期の分類学的研究以来長い間、形態や染色体など非常に限られた情報を持つ形質のみが対象形質であったこと、成因的相同の影響を受けやすい形態を基に系統推定や分類体系の構築がなされてきたことなどが挙げられる。1990年代に入りアミノ酸やDNA塩基配列を基に分子系統学的解析が系統学的研究の大部分を占めたが、進化速度の速いミトコンドリアDNAのみに注目が集まり、その多重置換の影響から特に遠縁の生物間の関係が不明瞭のままであった。また、イタチ科におけるサンプル収集の難しさも対象種の偏りを導き、系統推定の方法論上でしばしば問題とされてきた。本研究では以上の問題点を克服するために、進化速度の比較的緩やかな核遺伝子エクソン領域に着目し、高次分類群間の系統関係に関する情報を得ることを試みた。また、DNAデータバンク上の利用可能な全ての塩基配列を用いることで、対象種の偏りを是正し、分類を行うに足る頑健な系統樹推定を目指した。以上のデータを基に分子系統学的解析を行い、イタチ科の分類学、系統学、そして進化的特性に関し以下に示す重要な知見を得た。

1. 鱈脚類、レッサーパンダ、スカンク類の系統学的位置付けと分類

核ゲノムから APOB、IRBP、RAG1 遺伝子エクソン領域を用いて、食肉類の系統関係を推定した。最節約法、最尤法、ベイズ法を用いた分子系統学的解析より、鱈脚類の二系統仮説は棄却され、単系統仮説が支持された。また鱈脚類はクマ科ではなくイタチ上科に近縁であることが強く示された。イタチ上科内において、スカンク類を除くイタチ科はアライグマ科と近縁関係を示した。レッサーパンダはイタチ科とアライグマ科を含むクレードに近縁であるものの、遺伝的距離から、他の科とは遠縁な独立な系統であることが示された。スカンク類は他のイタチ上科の系統を含むクレードの外群的位置付けを示し、スカンク類を含む従来のイタチ科はアライグマ科とレッサーパンダに対して側系統であることが示された。このことは、スカンク類とレッサーパンダに対し、科レベルの高次分類群名を与えるべきであることを支持する。

## 2. 利用可能な全データに基づくイタチ科の亜科レベルの分類

本研究にて得られたデータと DNA データバンク上のデータを基に利用可能な最大のデータ行列 (41 種 27,663 塩基対) を作製し、最節約法とベイズ法を用いて分子系統学的解析を行ったところ、解像度と信頼度の非常に高い系統樹が得られた。特にベイズ系統樹は、亜科レベルの系統関係全てに対し事後確率 1.00 を示した。以上の系統樹と先取権の原則に基づき以下に示す亜科レベルの分類を行った: *Guloninae* Gray, 1825 (*Eira*, *Gulo*, *Martes*)、*Helictinae* Gray, 1865 (*Melogale*)、*Lutrinae* Bonaparte, 1838 (*Aonyx*, *Enhydra*, *Hydrictis*, *Lontra*, *Lutra*, *Lutrogale*, *Pteronura*)、*Lyncodontinae* Pocock, 1921 (*Lyncodon*)、*Melinae* Bonaparte, 1838 (*Arctonyx*, *Meles*)、*Mellivorinae* Gray, 1865 (*Mellivora*)、*Mustelinae* Fischer, 1817 (*Mustela*, *Neovison*)、*Taxidiinae* Pocock, 1920 (*Taxidea*)、*Zorillinae* Gray, 1865 (*Galictis*, *Ictonyx*, *Poecilogale*, *Vormela*)。また、系統推定における OTU 数の重要性が再確認され、十分な数の OTU を用いた系統推定においては配列未決定座位の影響は比較的小さいことが示唆された。

## 3. 食肉目イタチ科と齧歯目ネズミ科との同調的多様化

イタチ科と独立に多様化に成功したネズミ科との進化的動態を比較することで、生物多様性に影響を与えた地球規模での環境学的、地質学的変動を特定することを試みた。核ゲノムから APOB、BRCA1、IRBP、RAG1、vWF 遺伝子のエクソン領域に着目し、最尤法、ベイズ法を用いて系統樹を推定したところ、イタチ属、テン属、ハツカネズミ属、アカネズミ属の初期の分岐において、非常に短い枝が観察された。これらの系統パターンを支持する信頼値も非常に低かった。このことは短時間の系統放散により特定の系統発生パターンが形成されなかった可能性を示唆する。これら放散の年代を推定したところ、イタチ科とネズミ科の独立な系統における放散全てが中新世後期から鮮新世初期の出来事であることが示された。また各々の系統における放散パターンは生物地理学的にも矛盾がなかった。独立な系統における同様の放散は 600-800 万年前に起こった地球規模での急速な草原の拡大により引き起こされたと推測される。

## 4. 毛色関連遺伝子の分子進化的解析

毛色変異に関連する MC1R 遺伝子の塩基配列を決定し、分子進化的様相を精査した。MC1R 遺伝子はメラニン合成において重要な役割を果たすにも関わらず、多くの特徴的な遺伝的変異が観察された。毛色変異と強い相関を持つことが知られている領域を含む欠失がテン類において観察されたが、これらの欠失は毛色変化と関連がないことが示唆された。また、他の一般的な機能遺伝子とは異なり、アミノ酸置換を伴う非同義置換が多く観察された。MC1R 遺伝子の機能的制約の低下が特徴的な分子進化に影響したと考えられる。

本研究により食肉目内のイタチ科の系統学的位置付けやイタチ科内の亜科レベルの系統関係が頑健性と一致性と共に明らかにされ、高次分類群の分類体系が再構築された。また、イタチ科の急速な多様化は地球規模での環境あるいは地質変動の影響を強く受けてきたことが示唆された。さらに、毛色変異に関わる MC1R 遺伝子においては、高い非同義置換率など特徴的な分子進化的様相が観察された。イタチ科は形態学的、生態学的に非常に多様化した科であり、適応進化の宝庫と言える。今後、イタチ科を生物多様性研究のモデルとして扱うことにより、生物多様性に影響を与えた歴史的要因を捉える地球進化的研究、あるいは正の自然選択を遺伝子上で検出する分子進化的研究の発展が期待され、一般的な生物多様性を創出する要因と成立過程を探求する上で有用な知見が生み出されるものと考えられる。

# 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 戸 田 正 憲  
副 査 教 授 東 正 剛

学 位 論 文 題 名

## Molecular Phylogeny of the Family Mustelidae (Carnivora, Mammalia)

(食肉目イタチ科の分子系統学的研究)

イタチ科は食肉目において他に類を見ない形態学的・生態学的多様性を示すことから系統関係や分類において混乱が生じている。その理由として、成因的相同の影響を受けやすい形態を基に系統推定や分類体系の構築がなされてきたことや非常に速い置換速度を有することから遠縁の系統推定が難しいミトコンドリア DNA が利用されてきたことなどを申請者は挙げている。さらにイタチ科における混乱の原因は、サンプル収集が難しいことに起因する対象種の偏りであるとして問題提起をしている。申請者は以上の問題点を克服するために、進化速度の遅い核遺伝子エクソン領域に着目し、高次分類群間の系統推定を行った。また、現在利用可能な全塩基配列を用いることで分子系統学的解析を行い、イタチ科の高次分類体系の再構築を試みた。

第 1 章では、鰭脚類、レッサーパンダ、スカンク類の系統学的位置付けと分類の再検討を行うために、核ゲノムから APOB、IRBP、RAG1 遺伝子エクソン領域を用いて、食肉類の系統関係を推定した。その結果、最節約法、最尤法、ベイズ法を用いた分子系統学的解析は鰭脚類の二系統仮説を棄却し、単系統仮説を支持した。また鰭脚類はイタチ上科に近縁であることを強く示した。また、従来からのスカンク類を含むイタチ科はアライグマ科とレッサーパンダに対して側系統であることが示され、スカンク類とレッサーパンダに対し、科レベルの高次分類群名の付与が適切であることが示された。多くの情報量、かつ手法においても多方面からの十分な解析から得られた信頼度の高い系統推定結果を考えると、申請者の主張は妥当であり、本章における研究によりイタチ科の食肉目における位置付けが非常に明確になったと考えられる。特に、レッサーパンダの系統関係を高い信頼値で示した最初の研究であり評価は高い。

第 2 章では、利用可能な全データに基づくイタチ科の亜科レベルの分類の再検討を行った。DNA データベース上のデータを含め利用可能な最大のデータ行列 (41 種\_27,652 塩基対) を作製し、最節約法とベイズ法を用いた分子系統学

的解析を行った。ベイズ系統樹において亜科レベルのほぼ全てのクレードに対し事後確率 1.00 という非常に高い信頼値が得られた。以上の系統樹と国際動物命名規約に基づきイタチ科を亜科レベルで再分類している。得られた亜科分類体系は非常に信頼性があり、頑健なものである。今後は、哺乳類の分類規約に従い、新たな分類体系を構築することで、100 年以上続いた分類の混乱の大部分が解決され、世界的評価が得られるものと期待される。

第 3 章では食肉目イタチ科と齧歯目ネズミ科との同調的多様化について分子系統学的手法を用いて検討を行った。イタチ科とネズミ科という独立に多様化に成功した系統における多様化の歴史を比較することで、生物多様性に影響を与えた地球環境変動を特定することを試みている。核ゲノムから APOB、BRCA1、IRBP、RAG1、vWF 遺伝子のエクソン領域に着目し、最尤法、ベイズ法を用いた分子系統学的解析から、イタチ属、テン属、アカネズミ属、ハツカネズミ属の初期の分岐において集中的系統放散が示された。分岐年代推定からこれら放散全てが中新世後期から鮮新世初期の出来事であることが示され、各放散パターンは生物地理学的にも矛盾がないことが示された。申請者は、600-800 万年前の地球規模での急速な乾燥化とそれに伴う草原の拡大が、この哺乳類の多様化を引き起したと主張している。異なる独立な系統間で得られた一致した進化的傾向は、共通の原因の存在を示唆することから、結果や申請者の主張は非常に興味深い。今後、イタチ科と生態学的に関連するその他の分類群についても解析を進めることで、哺乳類の同調的放散仮説を裏付ける証拠が得られることが期待される。イタチ類とネズミ類の同調的放散を示した最初の研究であり、評価は高い。

第 4 章では、毛色関連遺伝子の分子進化学的解析を行った。イタチ科には顕著な毛色における変異が存在する。本章においては、イタチ科をモデルとして、毛色変異に関連する MC1R 遺伝子の分子進化学的解析を行っている。結果、多くの非同義置換という特徴的な置換パターンが示されたが、中立進化を経ていることが示唆された。このような分子進化学的研究は、イタチ科における多くの生態学的特性に関連した多くの多様な変異の存在を考慮すると、今後発展すると予想される研究である。ゲノム上において正の自然選択を検出するモデルとして期待できる。

以上のとおり申請者は、食肉目イタチ科を生物多様性研究のモデルとして扱うことの有用性を示すと共に、当分類群の系統学、分類学、進化学に多大なる貢献をしたものと考えられる。

よって、申請者は博士（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。