

学位論文題名

Molecular Phylogeny and Phylogeography
of the Family Talpidae (Eulipotyphla, Mammalia)

(真無盲腸目モグラ科の分子系統および系統地理学的研究)

学位論文内容の要旨

モグラ科は真無盲腸目 (Eulipotyphla) に属し、17属約40種が知られている。モグラ科が北半球に広く分布していることを考えると種数は多くはないものの、その生活様式は、完全地下生活型（ユーラシア大陸：ミズラモグラ属 *Euroscaptor*、ニホンモグラ属 *Mogera*、アッサムモグラ属 *Parascaptor*、カンスーヒミズ属 *Scapanulus*、ニオイモグラ属 *Scaptochirus*、ヨーロッパモグラ属 *Talpa*；北アメリカ大陸：モグラヒミズ属 *Parascalops*、トウブモグラ属 *Scalopus*、セイブモグラ属 *Scapanus*）、半地下生活型（日本：ヒメヒミズ属 *Dymecodon*、ヒミズ属 *Urotrichus*；中国：シナヒミズ属 *Scaptonyx*；北米：アメリカヒミズ属 *Neurotrichus*）、地上生活型（中国：ミミヒミズ属 *Uropsilus*）、水生適応型（ロシアデスマン属 *Desmana*、ピレネーデスマン属 *Galemys*）、水陸両棲型（北米：ホシバナモグラ属 *Condylura*）の5つに分かれており、多様性が極めて高いことが知られている。

これまでモグラ科の系統進化は、地上生活型から半地下生活型を経て地下生活型へと段階的に進化してきたと考えられてきた。しかしながら、モグラ科全体の進化過程は謎に包まれており、分子系統学的な研究も行われていなかった。特に、半地下生活型および地下生活型はユーラシア大陸のみならず北アメリカ大陸にも分布するが、両大陸にまたがって生息する生活型の起源が同一であるのか、もしくは両大陸において平行的に地下生活へと適応進化したのかが議論されてきた。そこで第一章では、モグラ科の生活様式の系統進化を明らかにすることを目的として、ミトコンドリアDNA（チトクローム *b* および 12S rRNA）および核遺伝子エクソン領域（RAG1）を用いて分子系統学的解析を行った。その結果、モグラ科は大きく6つのグループ（1：地上生活型、2：半地下生活型、3：水生適応型、4：水陸両棲型、5：地下生活型- ユーラシア大陸産、6：地下生活型- 北アメリカ大陸産）に分かれ、そのグルーピングは生活様式に強固に依存していることが明らかとなった。さらに、得られた分子系統樹は地上生活型から地下生活型へと進化してきたとする従来のモグラ科の系統進化に対する仮説を支持した。一方で、半地下生活型のヒミズ類の単系統性は支持されたものの、完全地下生活型のモグラ類は、新大陸と旧大陸でそれぞれ別のグループを構成した。この結果は、モグラ科の系統進化の過程において地下生活型への適応が大陸間で複数回生じた可能性を示唆している。

ユーラシア大陸産の完全地下生活型のモグラ類は単系統になることが判明したが、この地域に

は8属約30種のモグラ類が生息しており、種の多様性が極めて高い。また、その生息地は日本を含む東アジア地域 (*Mogera*属) と東南アジア地域 (*Euroscaptor*属) に集中している。そこで第二章では、アジア地域の種の多様性を構成してきた要因を考察するために、*Mogera*属および*Euroscaptor*属に加えて、中国のみに生息する*Scaptochirus*属を用いて、地下生活型のモグラ類に焦点を絞った詳細な分子系統解析を行った。遺伝子マーカーは第一章と同様に、ミトコンドリアおよび核DNAを用いた。その結果、アジア地域のモグラ類は、ヨーロッパに生息する*Talpa*属と分岐した後に、1) *Mogera*属、2) *Scaptochirus*属、3) *E. mizura*、4) *E. parvidens*、5) *E. micrura* + *E. klossi* + *E. longirostris* の5つのグループに分かれることが明らかとなった。これらのうち、*Mogera*属は日本列島および東南アジアに分布しており、形態学的に最も地下生活に適応しているが、*Mogera*属の系統内において最も近年に分岐した系統がアジア地域に広く分布しているのに対して、古い系統は島や大陸辺縁部に生息していることから、その分布拡大は段階的な分散イベントによって生じた可能性が明らかとなった。特に日本列島には、*Mogera*属8種のうち5種が生息しており、*Mogera*属の様々な遺伝系統のモグラが移入してきたことが推察された。また、*Euroscaptor*属は日本列島および東南アジアの高標高地に飛び地状に分布するが、その分布拡大は分散と分断化によって生じてきたことが推察された。これら両属に生じた多様性の拡大は、第四紀の大規模な気候変動に伴って生じた可能性が考えられる。一方で、*Euroscaptor*属は単系統を構成せず、岸野・長谷川検定法によっても*Euroscaptor*属の単系統性は有意に棄却された。このことは頭骨を用いた形態学的な先行研究の解析結果と一致しており、未解析な種も含めた分類学的な再検討の余地を示唆している。

アジア地域におけるモグラ科の種分化には、過去の気候変動との関連性が示唆されたことから、第三章では日本列島におけるモグラ科の過去の集団形成の成立過程を明らかにすることを試みた。対象種として、モグラ科のうち日本列島に最も広い分布域をもつヒミズ*Urotrichus talpoides*を用いた。この種には2つの染色体亜種が存在し、その分布境界は本州中部の黒部川から富士川を結ぶラインであることが先行研究で明らかにされている。ヒミズは、日本全国から100サンプルを収集し、解析にはミトコンドリアDNAのチトクローム*b*領域を用い、系統地理学的手法によって解析を行った。その結果、ヒミズはまず東西の2つの大きなグループに分けられ、その分布境界は染色体境界とほぼ一致していた。さらに、東西の各グループは、それぞれ4つのサブグループに分けられ、そのサブグループの分布は日本列島の構造に良く一致していた。染色体亜種構成は、ミトコンドリアDNAの変異分布とほぼ一致していたが、両核型で構成されるサブグループが発見された。しかしながら、該当グループは、わずか4サンプルから構成されており、核型がヒミズの分布拡大に与えた影響は明らかとならなかった。これらサブグループ間の分岐年代は、それぞれ0.8–2.4 Myaと推定され、最終氷期を通じて遺伝的な分化が生じていたと考えられる。最終氷期には日本の東西を分ける氷河の形成や、東日本における永久凍土の分布、さらには西日本における周氷河の形成などが生じたことが知られており、これら地表面の変化が、半地下生活型であるヒミズの分布拡大に影響を与えたことが示唆された。

以上の結果から、モグラ科の進化は、まず生活様式の多様性が構築された後に、東アジア地域における属内の段階的な移入イベントや、東南アジア地域における分

散と分断化によって、アジア地域において高い種の多様性が構築されたことが明らかとなった。さらに日本列島においては、最終氷期の気候変動に伴って生じた地表面の変化によって、種内の遺伝的な多様性が生じたことが明らかとなった。今後、モグラ科を用いたさらなる研究によって、生物多様性を創出する要因と成立過程に関する重要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 准教授 鈴 木 仁

副 査 教 授 木 村 正 人

副 査 教 授 戸 田 正 憲

学 位 論 文 題 名

Molecular Phylogeny and Phylogeography of the Family Talpidae (Eulipotyphla, Mammalia)

(真無盲腸目モグラ科の分子系統および系統地理学的研究)

日本列島は種の多様性が極めて高いことが知られている。特に日本列島の哺乳類相は固有種の占める割合が高く、特に小型哺乳類は大陸と比較しても類い希な固有の哺乳類相を維持している。これら日本列島に生息する固有の小型哺乳類相がどの様に創出されてきたのかは、近年になり徐々にそのメカニズムが解明されつつあり、過去300万年に生じた大規模な気候変動等の地史的なイベントと、移入・分散・分断といった哺乳動物相の分散イベントの生じた時期に相関があることが分かりつつある。しかしながら、未だ解明されていない部分も多く、固有の動物群ごとに多様性の創出の要因を追求する研究が必要不可欠である。申請者の篠原明男氏の提出した学位論文は、日本に多くの固有種が知られている真無盲腸目モグラ科に焦点が当てられている。学位論文は三章からなり、まず第一章で世界中のモグラ科の亜科レベルに、第二章でアジア地域の属間もしくは種間レベルに、そして最後の第三章において日本の種内変異レベルと、モグラ科の進化について様々な時間スケールから考察を行うことによって構成され、最終的に日本列島に創出された多様性のメカニズムの解明を導いている。

まず第一章では、モグラ科の生活様式の多様性に着目して解析が行われている。モグラ科は17属約40種が知られているが、その生活様式は、完全地下生活型、半地下生活型、地上生活型、水生適応型、水陸両棲型の5つに分かれており、多様性が極めて高い。そこで第一章では、生活様式の系統進化について分子系統学的解析が行われている。その結果、モグラ科内に6つのグループを見だし、そのグルーピングが生活様式と大陸に依存していることを明らかにした。さらに、得られた分子系統樹から、モグラ科は地上生活型から地下生活型へと進化してきたとする従来の仮説を支持することを明らかにした。さらには、半地下生活型のヒミズ類の単系統性を認める一方で、完全地下生活型のモグラ類が、新大陸と旧大陸でそれぞれ別のグループを構成することを発見し、この結果は、モグラ科の系統進化の過程において地下生活型への適応が

大陸間で複数回生じた可能性を示唆している。

次の第二章では、アジア地域の地下生活型のモグラ類に着目している。アジア地域は、モグラ科の種の多様性が高く、その多様性は、日本列島に主に生息する*Mogera*属、および東南アジアに主に生息する*Euroscaptor*属によって構築されている。そこで第二章では、*Mogera*属および*Euroscaptor*属と、中国のみに生息する*Scaptochirus*属を用いて分子系統解析を行っている。その結果、アジア地域のモグラ類は、ヨーロッパに生息する*Talpa*属と分岐した後に、5つのグループに分かれ、その後の*Mogera*属の分布拡大は段階的な分散イベントによって、*Euroscaptor*属の分布拡大は分散と分断化によって、それぞれ生じてきたことを推察している。申請者は、これら両属に生じた多様性の拡大が第四紀以降の大規模な気候変動に伴って生じたと推定している。

最後の第三章では、日本列島におけるモグラ科の過去の集団形成の成立過程を明らかにすることを試みている。対象種として、モグラ科のうち日本列島に最も広い分布域をもつヒミズ*Urotrichus talpoides*を全国67箇所から100サンプルを収集して解析を行っている。その結果、ヒミズはまず東西の2つの大きなグループに分けられ、東西の各グループは、それぞれ4つのサブグループに分けられ、そのサブグループの分布が日本列島の構造に良く一致していることを明らかにした。さらに、これらサブグループ間の分岐年代を、それぞれ80〜240万年前と推定し、最終氷期を通じて遺伝的な分化が生じていたことを明らかにしている。また、これらの遺伝的な分化が生じた可能性として、最終氷期の氷河形成や、東日本における永久凍土の分布、さらには西日本における周氷河の形成などを挙げており、半地下生活型のヒミズや地下生活型のモグラには、地表面の変化が分布拡大に最も影響を与えたと結論づけており、これまでにないユニークな視点で多様性創出の要因が推測されている。

以上のとおり、申請者はモグラ科の進化について、生活様式の系統関係、東アジア地域における属内の段階的な移入イベント、東南アジア地域における分散と分断、および日本列島における遺伝的な多様性などを明らかにすることによって、地球環境の変遷と多様性の創出に関する新知見を得たものであり、日本列島の哺乳類の多様性の創出のメカニズムの解明に貢献するところ大なるものがある。よって、審査員一同は、申請者が博士（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。