

Genetic structure of the tree sparrow *Passer montanus* populations in Japan and its vicinity

(日本とその周辺におけるスズメ個体群の遺伝的構造)

学位論文内容の要旨

生物にとって地理的隔離は個体群の遺伝的構造に対し大きな影響を与える要因の 1 つである。日本列島は、南北 3000km におよび無人島を含め約 6800 の島嶼から形成され、気候的には亜熱帯から冷温帯までを含み、固有種を含めて多様な動植物種を有している。海峡や高山など地理的隔離を生じるような障壁が多く存在し、複雑な環境を備えている日本列島は、個体群間の遺伝的構造への地理的障壁の影響を調査するのにきわめて適した場所の 1 つである。地理的隔離と同様に、生物の持つ移動能力も、個体群の遺伝的構造に影響を及ぼす要因となる。陸上の哺乳動物の多くは海峡を移動することはできないが、移動能力に優れた鳥類は、高山や海峡のみならず広い海も移動の妨げになることは少ないと思われるため、個体群間の遺伝子交流が進んでいると考えられる。また、地理的障壁や移動能力に加えて、創始者効果やボトルネックも個体群の遺伝的構造に影響を与える。特に、密接に人間と関わりを持つ動物において、人間の拡散と動物の随伴は地理的隔離よりも遺伝的構造へ影響を与える可能性がある。

スズメ *Passer montanus* は日本列島に広く分布する最も数の多い鳥の 1 つである。餌、営巣場所などを人為的環境に依存し、人間と密接な関係を持ち生活する鳥として知られている。生息場所を得た成鳥は 1 年を通して狭い範囲で生活し、多くは留鳥とされているものの、幼鳥による秋から冬にかけての分散が確認されている。本研究では、日本とその周辺におけるスズメ 29 個体群 (日本: 沖縄、石垣島、南大東島、種子島、対馬、宮崎、福岡、高知、山口、鳥取、兵庫、京都、石川、岐阜、東京、群馬、茨城、新潟、宮城、青森、函館、胆振、札幌、知床、上川、利尻; 周辺地域: 韓国、中国、フィリピン)、770 個体について、ミトコンドリア DNA コントロール領域とマイクロサテライト DNA を用いて、個体群の遺伝的構造を明らかにすることを目的とした。ミトコンドリア DNA 解析では、多型の豊富なコントロール領域ドメイン I の 403bp の塩基配列を解読した。マイクロサテライト DNA 解析では、スズメに特異的なマイクロサテライト DNA マーカーを 9 個開発した。開発したマーカーから 6 遺伝子座と他の鳥類で開発されていた 4 遺伝子座を加えた合計 10 遺伝子座を用い、27 個体群 749 個体の解析を行った。

ミトコンドリア DNA 解析において、36 の変異サイトが見つかり、45 個のハプロタイプが確認された。ハプロタイプネットワーク樹は一斉拡散型を示し、スズメ個体群は近年に個体群の急激な拡大を経験していたことが示唆された。遺伝的多様性 (ハプロタイプ多様度、塩基多様度) は、日本 (0.407, 0.0017) は周辺地域 (韓国 0.786, 0.0032; 中国 0.889, 0.0047; フィリピン 0.909, 0.0054) よりも低かった。日本国内では、南端の個体群である石垣 (0.757, 0.0040) と南大東 (0.744, 0.0046)

で高く、北の個体群（札幌、知床、上川、利尻）においても比較的高かった。個体群間の遺伝距離（ Φ_{ST} ）を求めたところ、沖縄と南大東の個体群はほとんどすべての個体群と有意に高い値を示し、遺伝的に分化していることが示唆された。

マイクロサテライト DNA 解析において、ヘテロ接合度期待値（ H_e ）は南の島嶼個体群である沖縄（0.598）、南大東（0.618）、種子島（0.669）で低く、中国（0.740）、韓国（0.749）、対馬（0.751）で高かった。個体群間の遺伝距離（ F_{ST} ）を求めたところ、南の沖縄、石垣、南大東、種子島の個体群は、他のすべての日本の個体群間と有意な遺伝的分化を生じていた。遺伝距離（ F_{ST} ）と地理的距離の関係において有意な正の相関がみられ（ $P < 0.001$, $r^2 = 0.23$ ）、Decomposed pairwise regression (DPR) 分析の結果、6 つの outlier（沖縄、南大東、種子島、石垣、対馬、鳥取）が検出された。これらの outlier のうち、沖縄、南大東、種子島、石垣、対馬の遺伝的構造はおそらく遺伝的浮動と制限された遺伝子交流によるものと示唆され、特に沖縄と南大東では遺伝的浮動が特に効いていると思われる。 F_{ST} と海峡間の距離に相関がみられ（ $r^2 = 0.607$ ）、遺伝的分化に島間の距離が影響していることが示唆されたが、20km 以内では F_{ST} 値が小さかったことから、スズメはこの程度の距離であれば自由に移動することが可能であるように思われる。

701 個体（オス 294 個体、メス 407 個体）について、マイクロサテライト DNA を用いて性特異的分散の有無を解析したところ、雌雄間に有意な差異はみられなかったものの、F statistics（ F_{ST} ）と relatedness（ r ）によってメス分散の可能性が示唆された。

成鳥 269 個体について、雌雄間と 5 つの地域間（沖縄、種子島、九州、本州、北海道）で形態的を比較した。自然翼長、ふ蹠長、露出嘴峰長、尾長を測定し、二元配置の分散分析を行ったところ、翼長では地域間と雌雄間に、ふ蹠長では地域間に、露出嘴峰長では地域間に、尾長では雌雄間に有意差がみられた。そこで多重比較を行ったところ、翼長と尾長はオスの方がメスよりも長かった。また翼長は本州・北海道よりも沖縄・種子島・九州で短く（ $P < 0.01$ ）、ふ蹠長では、本州・北海道よりも沖縄・九州で短かった（ $P < 0.01$ ）。逆に、嘴峰長は九州（ $P < 0.01$ ）・本州（ $P < 0.05$ ）よりも北海道で短かった。

日本のスズメ個体群は、おそらく稲作が日本に入ってきた縄文時代後期に（約 5500-3300 年前）個体群の拡大を経験したと考えられるが、それ以前にすでにスズメは日本に生息していたと思われる。沖縄や南大東の個体群はミトコンドリア DNA 解析から、他の個体群と遺伝的分化の程度が高いことが明らかになった。南大東島は 1900 年初頭に開拓が始まるまで無人島であり、開拓が始まり農業が行われるようになってから、スズメ個体群が確立されたと考えられてきたが、今回の DNA 解析結果（非常に高い遺伝的多様性をもっていたこと、他の個体群と遺伝的分化が生じていたこと）から、おそらく開拓以前から、南大東島にはすでにスズメ個体群が確立していたと示唆された。対照的に、同じ海洋の離島である石垣島の個体群は、遺伝的構造が中国個体群や他の日本の個体群と似ていたことから、古代から台湾や近隣の島を経由した大陸からの遺伝子交流が、時折生じていたものと考えられる。また、マイクロサテライト DNA 解析から、石垣島は現在も大陸からの遺伝子交流が生じていることが示唆された。このような大陸からの遺伝子交流は、西日本の日本海側では朝鮮半島から対馬を経由して、また北海道北部ではサハリンを経由して生じている可能性が示唆された。

学位論文審査の要旨

主査	教授	東	正剛
副査	教授	木村	正人
副査	准教授	野田	隆史
副査	准教授	鈴木	仁

学位論文題名

Genetic structure of the tree sparrow *Passer montanus* populations in Japan and its vicinity

(日本とその周辺におけるスズメ個体群の遺伝的構造)

近年、人間の生活に大きく依存しているスズメ類の減少が指摘され、イギリスや北海道ではその大量死さえ報告されるようになった。その原因として様々な環境変化が推測されているが、科学的な原因究明には至っていない。申請者は、日本産スズメを対象とし、まず遺伝的構造の現状を明らかにし、これからの個体群や遺伝的多様性の動態追跡や、個体数減少の原因究明に貢献することを目指して本研究を行った。

スズメ *Passer montanus* は日本列島に広く分布する最も数の多い鳥の1つである。麦作とともに個体数が増加したと考えられているイエスズメ *Passer domesticus* の遺伝的構造解析は主にヨーロッパで研究されてきたが、稲作とともに増加したと考えられているスズメの遺伝的構造解析は初めてである。本研究では、日本とその周辺における29個体群（日本：沖縄、石垣島、南大東島、種子島、対馬、宮崎、福岡、高知、山口、鳥取、兵庫、京都、石川、岐阜、東京、群馬、茨城、新潟、宮城、青森、函館、胆振、札幌、知床、上川、利尻；周辺地域：韓国、中国、フィリピン）より採集された合計770個体のDNAサンプルを対象としている。イエスズメの研究でもこれほど多数の個体群と個体数を対象とした例はなく、スズメ類の遺伝的構造解析としては最大規模の研究である。

申請者は、ミトコンドリアDNAコントロール領域とマイクロサテライトDNAを用いている。イエスズメの研究ではアイソザイムを用いた例が多く、より情報量の多いDNAを用いた本研究の信頼性は先行研究よりも高いと言えるだろう。ミトコンドリアDNA分析では、27個体群674個体を対象とし、多型の豊富なコントロール領域ドメインIの403bpの塩基配列を解読した。マイクロサテライトDNA解析では、まずスズメに特異的なマイクロサテライトDNAマーカーを9個開発し、うち適当な多型を示す6遺伝子座を選んだ。これに、他の鳥類で開発されていた4遺伝子座を加え、合計10遺伝子座を用いて27個体群749個

体を解析した。

ミトコンドリア DNA 分析の結果、36 の変異サイトが見つかり、45 個のハプロタイプが確認された。ハプロタイプネットワーク樹は一斉拡散型を示し、遺伝的多様性（ハプロタイプ多様度、塩基多様度）は、韓国、中国、フィリピンよりも日本で低かった。これらの結果は、日本のスズメ個体群が過去に個体群の拡大を経験したことを示唆しているが、残念ながら分子時計でその時期を特定することはできなかった。申請者は、個体群の拡大が比較的近い過去に起こったため特定できないのではないかと考察しているが、スズメの個体数増加要因とされている稲作が日本に入ってきたのが縄文時代後期（約 5500-3300 年前）であるという考古学的証拠と矛盾していない。

近い過去に個体群の拡大を経験していると思われるにもかかわらず、日本の個体群間で遺伝的構造に明瞭な違いが認められた。例えば、遺伝的多様性は、他の個体群から比較的隔離されている石垣と南大東で最も高く、稲作が行われていない地域を含む北海道北部の個体群（札幌、知床、上川、利尻）においても比較的高かった。南西諸島では他の個体群にはないハプロタイプも見られるし、北海道北部のハプロタイプ構成もやや特異的である。これらの結果は、稲作が日本に入ってくる以前にもスズメが生息していたことを示唆しており、稲作がスズメの分布拡大に絶対的な条件ではなかったと思われる。これは、個体数増加だけでなく分布拡大も稲作の拡大によるとする従来の説を覆す新しい知見である。

マイクロサテライト DNA 分析の結果をもとに遺伝距離 (F_{ST}) と地理的距離の関係をもとめたところ、有意な正の相関がみられた ($P < 0.001$, $r^2 = 0.23$)。そこで、Decomposed pairwise regression (DPR) 分析を行ったところ、6 つの outlier（沖縄、南大東、種子島、石垣、対馬、鳥取）が検出された。これらの outlier のうち、沖縄、南大東、種子島、石垣、対馬の遺伝的構造はおそらく遺伝的浮動と制限された遺伝子交流によるものと示唆され、特に沖縄と南大東では遺伝的浮動が特に効いていると思われる。これらの結果も南方の個体群が比較的古い時代に成立していたことを示している。特に、海洋の孤島である南大東島では、スズメの進入は人の入植が始まった約 100 年前と考えられてきたが、本研究はそれ以前からスズメ個体群が成立していたことを強く示唆しており、貴重な知見である。

申請者は以上の遺伝的構造解析を総合的に考察し、スズメの進入ルートとして、朝鮮半島から対馬を経由して西日本に進入するルート、中国から台湾や与那国島を経由して南西諸島に進入するルート、沿海州からサハリンを経由して北海道に進入するルートの 3 つがあることを示唆した。

審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせて、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。