

学 位 論 文 題 名

Global genetic population structure and phylogeography
of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) inferred
from mitochondrial DNA variation

(ミトコンドリア DNA を用いたネズミイルカの
遺伝的集団構造と系統地理)

学位論文内容の要旨

ネズミイルカ (*Phocoena phocoena*) は北半球の冷水沿岸域に広く分布する小型ハクジラ類の一種である。本種はその生息域が極沿岸域であるため、人間活動の影響を受けやすく、混獲や海洋汚染による高い死亡率が世界各地で深刻化している。これらの問題に対処するため、管理集団の同定などの基礎的知見を得ることを目的に集団遺伝学的研究が欧米を中心に行われている。それらの研究結果から、本種は太平洋、大西洋、黒海-アゾフ海の間で遺伝的に大きく分化していることが明らかになってきた。また、北太平洋東部および北大西洋では地域内の地方集団も報告されている。しかし、全生息域を網羅する世界規模の研究はまだほとんどなく、特に日本を含む北太平洋西部に生息する本種に関する研究は全くない。本種の世界規模の遺伝的集団構造とその形成過程を知ることは、人間活動が本種に与える影響の評価に不可欠であるだけでなく、哺乳類の中でも特殊な進化を遂げた鯨類の進化を理解する一助となることが予想される。そこで、本研究は、ネズミイルカの全生息域を網羅した世界規模の遺伝的集団構造と系統地理を明らかにすることを目的として、ミトコンドリア DNA (mtDNA) の塩基配列変異を用いて集団遺伝学的解析を実施した。

主論文は英文で書かれ、GENERAL INTRODUCTION のほか、3 章から構成される。

第 1 章では、日本近海で得られた 58 個体のネズミイルカの mtDNA 調節領域前半部 336 塩基対における塩基配列を解読し、既報の 1,406 個体における同領域の塩基配列と合わせ計 1,464 個体の塩基配列の変異をもとに北太平洋、北大西洋、黒海のネズミイルカの遺伝的多様性と遺伝的集団構造を解析した。その結果、121 箇所の変異サイトと 208 個のハプロタイプが認められ、その遺伝的多様性は北太平洋南東部と北大西洋西部で最も高く、黒海で最も低くかった。また、mtDNA データに基づく分子分散分析 (AMOVA)、空間的分子分散分析 (SAMOVA) および遺伝的分化の指標である pairwise F_{ST} と Φ_{ST} 値から、ネズミイルカは北大西洋、黒海において遺伝的に分化した分集団を形成していることが示唆され、従来の知見が支持された。また、北太平洋でも分集団の形成が認められ、これにより初めて北太平洋全体におけるネズミイルカの遺伝的集団構造が明らかとなった。それぞれの海域ごとでみると、北太平洋では、環太平洋の北東部-西部 (日本、アラスカ、ジョージア海峡) と南東部 (ブリティッシュコロンビア、サンホアン島-モントレー) の間で遺伝的に分化していることが示唆された。また、北東部-西部では地域内の遺伝的分化が示唆されたのに対して、南東部では顕著な地域内の遺伝的分化は認められなかった。一方、北大西

洋では、西部(北アメリカ、グリーンランド、アイスランド)、北東部(北欧)、南東部(ポルトガル)の間で顕著な遺伝的分化が認められたが、黒海では明瞭な遺伝的分化は認められず、従来の知見が支持された。

第2章では、第1章で明らかになったネズミイルカの遺伝的集団構造の形成に関与した諸要因を、上記1,464個体に45個体を加えた計1,509個体を用いて分析した。ハプロタイプの類縁関係、地理的分布パターンとハプロタイプ間の地理的距離から遺伝的集団構造に影響を与えた過去の分布域の拡大、遺伝子流動の制限、分布域の分断などを推定する階層クレード系統地理分析(NCPA)の結果、北太平洋におけるネズミイルカの遺伝的集団構造は主に地理的距離による遺伝子流動の制限と環太平洋における分布域の拡大によって形成されたことが示唆された。一方、北大西洋と黒海の遺伝的集団構造には、海岸線に沿った分布域の拡大と分布域の分断が関与していることが示唆された。さらに、塩基置換頻度分布分析と中立性検定の結果、北太平洋の北東-西部の分集団は30,000-40,000年前に、南東部の分集団は200,000-300,000年前に急激に個体数を増加させたことが示唆された。また、前者は隣接する地域間で比較的高い遺伝子流動を伴って起きたことが推察されたのに対して、後者は sudden expansion model が仮定する単純な個体数増加よりもやや複雑な過程を経たと考えられた。本研究において、黒海のネズミイルカは、約30,000-40,000年前に急激に個体数を増加させたことが推定されたが、本種が210,000年前にはすでに黒海に進出し、大西洋の集団から遺伝的に隔離され始めていたことを示す遺伝学的報告がある。これらの推定年代の違いを勘案すると、遺伝的多様性をほぼ完全に消失させるほどの極めて少ない個体数で約210,000年前に黒海に進出したネズミイルカが、30,000-40,000年前の集団の急激な拡大まで遺伝的多様性が低い小集団のまま更新世の氷河期を生き残ってきたことが推定された。北大西洋では、西部、東部ともに約100,000-200,000年前に個体数が急激に増加したことが示唆されたが、そのプロセスは両者でやや異なり、西部では隣接する地域間で比較的高い遺伝子流動を伴った個体数増加であったのに対して、東部では遺伝子流動が制限された比較的少ない個体数からの集団サイズの拡大であったことが推定された。

第3章では、GENERAL CONCLUSIONとして、1章と2章で得られた結果について総合的考察を加えた。北太平洋で認められた西部-北東部の分集団における低い遺伝的多様性は、氷期の避難所(refugia)の北端にあった集団による氷期後の急速な新しい生息域への進出の結果であると考えられた。さらに、ハプロタイプの地理的な分布パターンから、北太平洋におけるネズミイルカの refugia が北米中部から南部の間の沿岸域に少なくともひとつはあったことが推察された。北大西洋では、イギリス海峡/アイルランド南西部、イベリア半島南部および西部の少なくとも3箇所に refugia があったと考えられ、塩基置換頻度分布分析の結果から、西部の refugia はイギリス海峡/アイルランド南西部とイベリア半島のそれに比べて大きかったことが示唆された。また、黒海、北大西洋南東部、北東部、西部の標本集団間の pairwise F_{ST} と Φ_{ST} 値、個体数増加の推定年代およびハプロタイプの地理的な分布パターンから、ネズミイルカは北大西洋北東部に少なくとも2度進出したことが示唆され、黒海および北大西洋南東部の分集団は主に1度目の進出後イベリア半島南部の refugia に避難した個体に由来し、北大西洋北東部の分集団はイギリス海峡/アイルランド南西部の refugia 由来の個体だけでなく、西部からの進出個体にも血縁が深いと考えられた。さらに、ノルウェーのネズミイルカは主に西部と北東部の集団に由来するハプロタイプを持つものに対して、フランス、イギリス海峡、ケルト海のネズミイルカは、西部、北東部、南東部の集団のハプロタイプを保持していた。これらの結果と塩基置換頻度分布分析および遺伝的集団構造から、イギリス海峡/アイルランド南西部の refugia は他に比べて極めて小さく、氷期後に利用できるようになった北東部の新しい生息域に分布域を拡大するほど個体数が増加する前に、より急激に個体数を増加させた他の refugia 由来の集団からの進出を受けたと考えられた。

本研究によってネズミイルカの北太平洋北東部-西部、南東部、北大西洋西部、北東部、南東部、黒海における遺伝的分化とその遺伝構造の形成過程が初めて体系的に示された。また、鯨類のような極めて高い移動能力を保持する生物の遺伝的分化も過去の気候変動の影響を強く受けることが示され、特に沿岸性鯨類のそれは外洋性鯨類と比較してより顕著であると考えられた。本研究の成果は、今後本種を適切に管理していく上で重要な知見となり得る。ただ、本研究では母系遺伝である mtDNA のみを用いているため、雌雄によって異なる移動パターンを示すことが多く報告されている鯨類では、両性遺伝の核 DNA であるマイクロサテライト DNA などを用いたさらなる検討が必要であると考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 桜 井 泰 憲

副 査 教 授 阿 部 周 一

副 査 准教授 松 石 隆

副 査 Luis A. Pastene (日本鯨類研究所

研究部長)

学 位 論 文 題 名

Global genetic population structure and phylogeography of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) inferred from mitochondrial DNA variation

(ミトコンドリア DNA を用いたネズミイルカの
遺伝的集団構造と系統地理)

ネズミイルカ (*Phocoena phocoena*) は北太平洋、北大西洋、黒海-アゾフ海の冷水沿岸域に広く分布する小型ハクジラ類の一種である。本種の世界規模の遺伝的集団構造とその形成過程を知ることは、人間活動が本種に与える影響の評価に不可欠であるだけでなく、特殊な進化を遂げた鯨類の進化を理解する一助となることが予想される。そこで、本研究は、ネズミイルカの全生息域を網羅した世界規模の遺伝的集団構造と系統地理を明らかにすることを目的として、集団遺伝学的解析を実施した。

主論文は英文で書かれ、GENERAL INTRODUCTION のほか、3 章から構成される。

第 1 章では、日本近海で得られた 58 個体のネズミイルカの mtDNA 調節領域前半部 336 塩基対における塩基配列を解読し、既報の 1,406 個体における同領域の塩基配列と合わせ計 1,464 個体の塩基配列を用いて本種の遺伝的集団構造を調べた。その結果、mtDNA データに基づく分子分散分析 (AMOVA)、空間的分子分散分析 (SAMOVA) および遺伝的分化の指標である pairwise F_{ST} と Φ_{ST} 値から、環太平洋の北西部 (日本、アラスカ、ジョージア海峡) と南東部 (ブリティッシュコロンビア、サンホアン島-モンレー) の間で大きく遺伝的に分化している遺伝的集団構造が認められ、北太平洋全体における遺伝的集団構造が初めて明らかとなった。さらに、北西部では、弱い遺伝的集団構造が示唆されたのに対して、南東部では顕著な遺伝的集団構造は認められなかった。一方、北大西洋では、西部-中部 (北アメリカ、グリーンランド、アイスラン

ド)、北東部(北欧)、南東部(ポルトガル)の間に顕著な遺伝的分化が認められたが、黒海では明瞭な遺伝的分化は認められず、従来の知見が支持された。

第2章では、第1章で明らかになったネズミイルカの遺伝的集団構造の形成に関与した諸要因を、上記 1,464 個体に 45 個体を加えた計 1,509 個体を用いて分析した。遺伝的集団構造に影響を与えた歴史的要因を推定する階層クレード系統地理分析(NCPA)の結果、北太平洋におけるネズミイルカの遺伝的集団構造は主に地理的距離による遺伝子流動の制限と環太平洋における分布域の拡大によって形成されたことが示唆された。一方、北大西洋と黒海の遺伝的集団構造には、海岸線に沿った分布域の拡大と分布域の分断が関与していることが示唆された。さらに、塩基置換頻度分布分析と中立性検定の結果、北太平洋の北西部の分集団は 30,000-40,000 年前に、南東部の分集団は 200,000-300,000 年前に急激に個体数を増加させたことが示唆された。また、北大西洋では、約 100,000-200,000 年前に個体数が急激に増加したことが示唆されたが、そのプロセスは東西でやや異なり、西部-中部では比較的大きな初期集団からの個体数増加であったのに対して、北東部では極めて小さい初期集団からの個体数増加であったことが推定された。

第3章では、GENERAL CONCLUSIONとして、1章と2章で得られた結果について総合的考察を加えた。ハプロタイプの地理的な分布パターンや遺伝的集団構造から、本種の refugia は北太平洋では、北米南部の沿岸域に少なくとも1箇所、北大西洋では、イギリス海峡/アイルランド南西部、イベリア半島南部および北米南部の少なくとも 3 箇所にあったと考えられた。さらに、塩基置換頻度分布分析の結果から、北アメリカ南部の refugia はイギリス海峡/アイルランドのそれに比べて大きかったことが示唆された。また、北大西洋南東部、北東部、西部-中部の標本集団間の pairwise F_{ST} と Φ_{ST} 値、個体数増加の推定年代およびハプロタイプの地理的な分布パターンから、南東部の分集団は主にイベリア半島南部の refugia に避難した個体に由来し、北大西洋北東部の分集団はイギリス海峡/アイルランド南西部の refugia 由来の個体だけでなく、西部-中部からの進出個体にも血縁が深いと考えられた。さらに、ハプロタイプの地理低分布と塩基置換頻度分布分析および遺伝的集団構造から、氷期後、利用可能となった北東部海域はイギリス海峡/アイルランド南西部の refugia に避難していた集団が個体数を十分に増加させる前に、より急激に個体数を増加させた他の refugia 由来の集団からの進出を受けたと考えられた。

本研究によってネズミイルカの北太平洋北西部、南東部、北大西洋西部-中部、北東部、南東部、黒海における遺伝的集団構造とその形成過程が初めて体系的に示された。また、鯨類のような高い移動能力を保持する生物の遺伝的分化も沿岸性の種ほど過去の気候変動の影響を強く受けることが示された。本研究の成果は、今後本種を適切に管理していく上で重要な知見となり得る。

以上の研究成果は、強沿岸性で人間活動の影響が強いと考えられるネズミイルカの保全に寄

与するとともに、鯨類の進化を理解する一助となることが期待され、社会的、学術的寄与が大きい。よって審査員一同は申請者が博士(水産科学)の学位を授与される資格があるものと判定した。