



Title	Multilocus phylogeography of northeastern Asian hares (Leporidae, Lepus) [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	木下, 豪太
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第11791号
Issue Date	2015-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59348
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.1/jp/
Type	doctoral thesis
File Information	Gohta_Kinoshita_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学位論文内容の要旨

博士（環境科学）

氏名

木下 豪太

学位論文題名

Multilocus phylogeography of northeastern Asian hares (Leporidae, *Lepus*) (複数遺伝子座を用いた北東アジア産ノウサギ属の系統地理学的研究)

現生する生物の分布や多様性には第四紀の気候変動が大きく影響している。北東アジアは氷期においてもヨーロッパや北米のように広域が氷河に覆われず、重ねて環日本海では朝鮮半島・日本列島・サハリンが陸橋により断続的に大陸と繋ることで、多くの生物がダイナミックかつ複雑な集団の歴史を歩んできたと推測される。北東アジアには様々な哺乳類が生息しているが、その中でもウサギ科ノウサギ属 (Leporidae, *Lepus*) は温帯から極域まで様々な環境に適応放散した種が多様に生息している。しかしながら、当地域におけるノウサギ属やその他の生物の進化史については未だ詳細な研究が進められていない。

そこで本博士論文では、第四紀の気候変動に伴った北東アジア産ノウサギ属の進化史を解明するため、日本・韓国・ロシア極東から採集したノウサギ属4種 (*L. timidus*, *L. mandshuricus*, *L. coreanus*, *L. brachyurus*) に加え、データベースから取得した中国や他地域のノウサギ属の配列を利用し、系統地理学的手法による研究を行った。過去500万年に世界で一斉放散を遂げたノウサギ属は、形態の類似や分布の重複などから分類学上の課題が多く残されており、加えて種間交雑によるintrogression (遺伝子浸透) も多くの種で指摘されている。また、種内または種間における毛色多型が知られていることから、生息環境への適応や種間交雑において重要な役割を果たしている可能性がある。これらの点を踏まえ、北東アジア産ノウサギ属の遺伝子解析に基づいた系統関係および種間交雑によるintrogressionの有無を明らかにし、気候変動に伴った遺伝的集団構造の変化と種間の遺伝的交流における時間的・空間的実態とその要因の解明に取り組んだ。

第一章では、核DNAの8遺伝子座 (*Mgf*, *Tg*, *Tshb*, *Sptbn1*, *Mclr*, *Asip*, *Phka2*, *Sry*) を用いた解析を行った。その結果、北東アジア産ノウサギ属は第四紀前期に分岐した3つの系統群に明瞭に分けられ、*L. brachyurus* の高い遺伝的固有性と*L. timidus*の単系統性が示されたが、*L. mandshuricus*・*L. coreanus*・*L. melainus*は一つの系統群として括られ、これら3種については同一種 (*L. mandshuricus* complex) としての扱いが強く支持された。また、*L. timidus*の大陸集団と*L. mandshuricus*および*L. capensis*との間でintrogressionが低頻度ながら示唆された。一方で、半島や島嶼の集団 (北海道とサハリンの*L. timidus*, *L. coreanus*, *L. brachyurus*) からはintrogressionが確認されなかった。また、調査した2つの毛色関連遺伝子 (*Mclr*, *Asip*) のcoding exon上からは北東アジア産ノウサギ属に見られる毛色多型の責任変異は確認されず、発現調節領域やシス調節遺伝子の変異が関与していると推測された。さらに、両遺伝子とも種間における非同義置換はほとんど蓄積されていなかったにも関わらず、introgressionは検出されなかった。そのため、調節領域などの変異にかかる自然選択によって遺伝子流動が制限されている可能性が考えられた。また、Y染色体上の遺伝子*Sry*からもintrogressionは検出されなかった。これらの結果から、*L. mandshuricus* complexについて分類の再検討を行

う必要性と、北東アジアにおいても複数種間のintrogressionを伴った網状進化が起きていることが示唆された。さらに、introgressionを伴った種間交雑は主に大陸で起きており、ゲノム領域によってもその程度が異なることが示唆された。

第二章では、mtDNAの*Cytb*遺伝子座についても解析を行い、核DNAの解析結果との比較からintrogressionの影を明らかにし、それがもたらされた要因についてより詳細な考察を行った。その結果、mtDNAについても大陸に生息する種間でintrogressionが起きていることが明らかとなった。特に冷帯と温帯の境界付近に分布する*L. mandshuricus* complexでは、北方種の*L. timidus*と南方に生息する温帯種の*L. sinensis*の双方から第四紀後期以降にintrogressionが繰り返され、それによって種独自のmtDNA系統は完全に失われてしまう“mitochondria capture”が起きていることが示唆された。加えて、*L. sinensis*由来の系統は中国東北部に、大陸産*L. timidus*由来の系統は朝鮮半島を除く分布域全体に広がっており、朝鮮半島(*L. coreanus*)には北海道産*L. timidus*に近縁な系統のみが保有されていることが明らかとなった。これまで、*L. timidus*からのintrogressionはヨーロッパに生息する複数の温帯種からも報告されており、後氷期の温暖化による分布の変遷が要因として考えられている。本研究では、*L. mandshuricus* complexで確認されたintrogression由来のmtDNA系統についても、その特徴的な分布パターンは北方種と温帯種の分布の変遷によって形成されたと推察されたが、それぞれの系統は異なる時代の種間交雑によって取り込まれたことが分子系統解析に基づく年代推定により示唆された。これらの結果から、北東アジアにおけるノウサギ属の網状進化は、気候変動に伴って北方種と温帯種の分布の変遷が大陸で繰り返されたことで種間交雑が促進された結果であると推察された。

第三章では、introgressionの供与側である北方種の*L. timidus*について、核とmtDNAの遺伝子座を用いて、分布全域を含めた遺伝的集団構造の解析を行った。その結果、北海道集団は種内で最古に分岐した系統であるのに対し、ユーラシア大陸北部およびサハリンやヨーロッパの島嶼集団はより近年に分布拡大した単一起源の系統であることが明らかとなった。また、*L. timidus*と同様にその他の哺乳類においても、北海道には独自の系統や集団構造が存在しており、南北の島嶼や海峡に挟まれた特殊な地理的構造によって大陸からの移入が制限されたためであると推察された。これらの結果から、北東アジアは*L. timidus*の第四紀後期からの系統分化と放散の重要な舞台となっており、北海道における古系統の隔離や、繰り返される*L. mandshuricus* complexへのintrogressionによって、その集団史がmtDNAの地理的構造として残されていることが明らかとなった。したがって、各地で頻発しているノウサギ属のintrogressionと、北東アジアに生息する生物の集団史を理解する上で、環日本海地域は歴史的かつ地理的側面から非常に重要なフィールドであることが示された。

以上の結果により、北東アジア産ノウサギ属において複数種間でintrogressionを伴った網状進化が示唆され、第四紀の気候変動に伴った北方種と温帯種の分布の変遷が一因となったと推察された。また、環日本海の特徴的な地形構造に過去の種分化や種間交流の痕跡が残されていることが示された。本研究より得られた知見は、種間交雑を伴った生物進化のメカニズムや、北東アジアにおける生物の集団史を理解する上で非常に有意義であると考えられる。