

令和 3 年 6 月 11 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H04604

研究課題名(和文) ミャンマー産住家性ネズミ類の系統解析と自然史の統合的理解

研究課題名(英文) Molecular phylogeny and evolutionary history of the commensal rodents from Myanmar

研究代表者

鈴木 仁 (Suzuki, Hitoshi)

北海道大学・地球環境科学研究所・教授

研究者番号：40179239

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 7,500,000円

研究成果の概要(和文)：ミャンマー産の住家性ネズミ類4種に焦点をあててミトコンドリアDNAをマーカーとし、系統地理学的解析を行った。ハツカネズミ *Mus musculus* はおよそ5000年前に集団の急激な増大のシグナルが認められ、ミャンマーの初期稲作の展開との関連性が示唆された。コオニネズミ (*Bandicota bengalensis*) とナンヨウネズミ (*Rattus exulans*) は現在の普遍的分布に反し、比較的近年の人類活動に伴って移入された可能性が示唆された。一方、クマネズミ (*Rattus rattus complex*) は高い遺伝的多様性のレベルを示し、ミャンマーが多様化の拠点として機能していた可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ミャンマーにおいては住家性ネズミ類の種構成、分布域および地域集団間の遺伝的構造の把握がこれまで十分になされてこなかった。今回の研究により、ラット類およびハツカネズミ類の主要構成メンバーの策定と詳細な分布域の調査を行うことができた。ミャンマーの情報を補完した結果、インド・東南アジアのネズミ類の種および遺伝的多様性の全容解明に向けて大きな学術的貢献ができた。さらに、今回の結果は先史時代の人類の農耕を基盤とする地理的展開を理解する上でも有益な知見を提供する。さらに住家性ネズミ類は人獣共通感染症の観点からも重要な対象である。

研究成果の概要(英文)：We performed a phylogeographic analysis on the four common commensal rodents of Myanmar determining sequences of the mitochondrial cytochrome b gene (1140 bp). The house mouse *Mus musculus* from Myanmar showed a signal of rapid population expansion about 5000 years ago, perhaps reflecting suggesting the development of early rice cultivation in Myanmar. The bandicoot rat (*Bandicota bengalensis*) and the Pacific rat (*Rattus exulans*) may have been introduced to Myanmar through relatively recent human activities, contrary to their current universal distribution in Myanmar. On the other hand, the black rat (*Rattus rattus complex*; RrC) was shown to have RrC Lineage II and a high level of genetic diversity, suggesting that Myanmar may have served as one of diversification centers of RrC Lineage II.

研究分野：分子系統地理学

キーワード：ミトコンドリアDNA ハツカネズミ属 クマネズミ属 オニネズミ属 自然分布 先史時代人類史 住家性ネズミ類 第四紀後期環境変動

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19（共通）

1. 研究開始当初の背景

ハツカネズミ (*Mus musculus*) およびドブネズミ (*Rattus norvegicus*) で代表されるマウス属およびラット属は、インドおよび東南アジアに多様化の拠点を持つ。その中でも住家性の種は、感染症や農業被害、さらには先史時代の人類の歴史とも密接に関わっているため、その種構成、分布情報、遺伝的空間構造の把握、さらには多様化の歴史の理解に関して早期の解明が切望されている。しかし、分布域の中央に位置し、種および遺伝的多様性の重要な拠点の1つと目されているミャンマーについては分布情報を含め系統学および分類学的情報が欠如している (Suzuki 2020)。これらの情報の欠如がアジアにおけるネズミ類の自然史の全容解明の遅滞の起因の1つとなっている。本研究は、特に、クマネズミ、ナンヨウネズミ、オニネズミ、ハツカネズミ4種のミャンマー産住家性ネズミ類の採集調査活動と分子系統学的解析を重点的に行い、これまで明らかにされてこなかった、南アジア域および日本列島を含む東アジア域に生息する住家性ネズミ類の自然史の包括的解明をめざす。

2. 研究の目的

1. ミャンマー産ネズミ類の分布情報の改変
2. ミャンマー産住家性ネズミ類の分子系統学的位置付け
3. 住家性ネズミ類4種の集団動態と自然史の解明

3. 研究の方法

ミトコンドリアDNA (mtDNA) cytochrome *b* 遺伝子 (*Cytb*) の解析および核遺伝子マーカー (*Irbp*, *Mclr*) を用いた分子系統学的解析を行う。集団動態はミスマッチ分布解析およびMedian joining networkの作成を行った。集団の一斉放散のシグナルの有無はTajima's *D* およびFu's *F_s* 値から判断した。一斉放散のシグナルがあったハプロタイプのグループにおいてはミスマッチ分布解析に基づき最頻度値 τ を推定した。この τ 値は山形の分布をするピークの値であり、一つの祖先型はプロタイプから派生したハプロタイプが示す平均的な塩基置換の個数を示唆する。この値を集団の一斉放散後の遺伝的距離とし、進化速度をあてがい、一斉放散が開始した時期を推定した。頭骨の形態学的変異は距離測定法と幾何学的形態測定法を用いて行った。

4. 研究成果

(1) ミャンマーネズミ類の分布調査と系統学的位置付け

ミャンマーにおける*Mus*亜属の種構成については、まだ十分に解明されていない。ヤンゴン大学の研究協力者とミャンマーにおいて最北部のPutaoから最南部のMyeikにいたるまで広く採集調

査を行った(図1)。Putaoではネズミ類の採集はできなかったが、中部の乾燥地帯から南端部まで、クマネズミ(*Rattus rattus* complex)、ナンヨウネズミ(*Rattus exulans*)、コオニネズミ(*Bandicota bengalensis*)、が採集された。一方、ハツカネズミ類は地域限定的に採集され、*Mus nitidulus*は中央乾燥地帯から南部のYangon、Mowlamyaineまで分布し、南端部(Myeik)で採集できなかった。*Mus caroli*はYangon、Mowlamyaine地域に限定的に採集された。*M. musculus*は中央乾燥地帯周辺(SagainおよびMagwayを含む)に限られ採集された。環境要因、各種の生態学的要因、競争種の存在に加え、歴史的要因もこれらのネズミ類の分布特性を生み出しているものと推察された。

(2) ハツカネズミ属の系統学的位置付け

ミャンマーにおいて普遍的に分布する*M. nitidulus*の遺伝的多様性について調査した。エーヤワデー(Ayeyarwady)川流域の北から南までの5つの都市にまたがる農村部で本種を捕獲した(図1)。Cytbの解析では、数十万年前に分岐したことを示唆する遺伝的距離2.0%の2つのハプログループが見つかった。当該2系統の系統分化の構築にはAyeyarwady川の寄与が示唆された(Myat Myat



図1 本研究における採集拠点となった都市

Zaw et al. 2019)。この調査の中で、PyayのAyeyarwady川の東側で採取されたマウスは、CytbとMc1rの塩基配列の解析から、これまでラオスとタイでのみ同定されていた*M. fragilicauda*であると特定された。

ミャンマーでの分布は初記録であった。一方、これまで文献上ではミャンマーに普遍的に分布するとされていた*M. booduga*や*M.*

*cervicolor*は捕獲できなかった。これらの知見は、インド・マラヤ地域における*Mus*亜属の種および遺伝的多様性を明らかにする上で重要である。さらに、ミャンマー中央乾燥地帯に位置するSagainより

採取されたハツカネズミ類に関するmtDNAおよび核遺伝子マーカー(*Irbp*, *Mc1r*)による分子系統学的解析を施した結果、ミャンマー固有種*Mus lepidoides*に近縁かつ独自の系統(暫定的に*Mus* sp.と位置付けた)であることが判明した。ミャンマーにはまだ多くの隠蔽種が存在するものと推察された。以上のように、ミャンマーにおいては他の地域とは異なる固有の*Mus*系統が生息し

ており、インドとの境界線を形作るアラカン山脈（図1、灰色点線）の存在がその形成要因になっている可能性が示された。

(3) *Mus cervicolor*の系統分類学的位置付け

ハツカネズミ(*Mus*)亜属の分類学・系統学的理解は未だ不完全である。ミャンマーを含む東南アジアに広く分布するとされている*M. cervicolor*への理解は特に混沌としている。本種の実記載地域はネパールであるが、これまでネパール産の*Mus*亜属に関する解析は十分になされていない。今回、北海道大学植物園収蔵庫に保管されているネパール産ハツカネズミ類の剥製標本を用いての*Cytb* (600 bp)の解析と頭骨形態の解析を行った。その結果、当初、*M. cervicolor*と認識されていたこれらの標本は、*M. musculus*および*M. booduga* である可能性が高いことが明らかとなった (Kishimoto et al. in press)。ネパールには*M. booduga* と*M. musculus*が普通種として分布することが示唆された。一方、“*M. cervicolor*”の分子照合系統として通常活用とされるタイ産個体と照合する配列は検出されず、これまでの認識に問題があることが示唆され、*M. cervicolor*問題を含め*Mus*亜属の種の分類学的再編成の必要性が示唆された。

(4) オニネズミ属の分子系統学的解析

比較的大型のラット類であるオニネズミ属 (*Bandicota*)はミャンマーを含めたインドマラヤン域 (Indo-Malayan Region) に分布し、計3種 (*B. bengalensis*, *B. indica*, *B. savilei*) が知られる。ミャンマーでは広い地域に密度高く分布する普通種であるが、これまで系統学的関係性は十分に調査されてこなかった。mtDNAおよび核遺伝子(*Irbp*, *Mc1r*)を用いた分子系統学的解析を行った結果、*Cytb*では*B. bengalensis*と*B. indica*の単系統性が強く支持され、その分岐は50万年前、*B. savilei*との分岐は150万年前と推定された (Mori et al. 2019)。対照的に2つの核マーカーにおいては、3種の系統関係は曖昧であり、およそ150万年前頃に3分岐したことが示された。これらの結果から、インドマラヤン域にこれら3種の祖先系統が150万年前頃に異所的に系統分化し、*B. bengalensis*と*B. savilei*はミャンマー内に境界線を形成し、一方で*B. indica*は体サイズを巨大化させ、残りの2種と同所的な

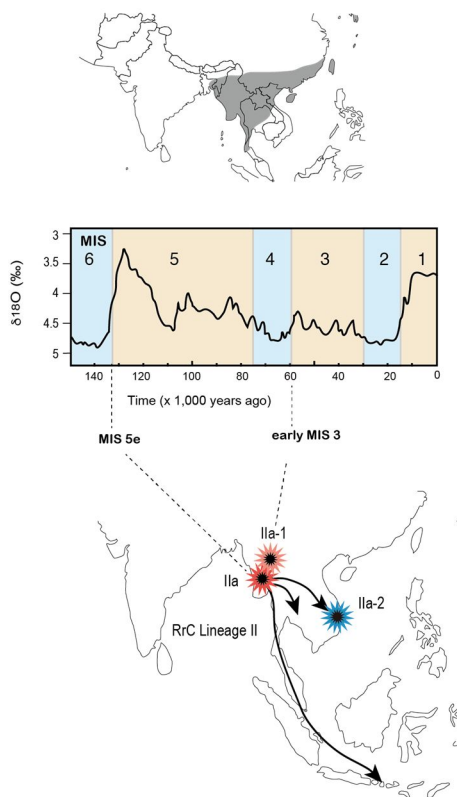


図2クマネズミ系統 II (RrC LII) の分布域 (上)、MIS 5e と early MIS 3 の2つの時期の一斉放散 (中)、および放散で生じた系統の移動の推定

分布が可能となり、現在の広大な地域に分布域を持つに至ったものと推測された。これが50万年前の*B. bengalensis*と*B. indica*の間のmtDNAのイントログレーションを導いたと推測した。

(5) ミャンマー産住家性ネズミ類4種の集団動態

ミャンマー産の4種の住家性ネズミ類について、*Cytb* (1140 bp)をマーカーとして用い、集団動態の解析と自然史の推定を行ったところ、種それぞれに固有の歴史があることが明らかになった (Maung Maung Theint et al. 2020)。クマネズミ(*R. rattus* complex)は6つのmtDNAの型(I-VI)が存在することが知られ、日本列島を含み、アジア東部にはLineage II (II型)が分布することが知られている(図2)。mtDNAの解析の結果、ミャンマーはII型の主要な多様化拠点であり、第四紀後期の2回の劇的な古気候学的変動時期に呼応し、集団の放散的多様化が生じた可能性が示唆された(図2)。約14万年前の冷温期に、森林性の*R. rattus* complexにボトルネックが生じ、13万年前の温暖期に集団の放散的拡大が生じたものと推察された。この時派生した系統の1つが東方移動し、1万年前頃にベトナム周辺で一斉放散し、その派生系統が日本列島に及んだことが示唆された。また、6万年前頃の氷期(MIS 4)とそれに続く間氷期(early MIS 3)にミャンマーの森林域で2度目の一斉放散があったことも示唆された。これは、ミャンマーおよびその周辺の森林域が*R. rattus* complex II型のホームランドの一部であることを示唆している。さらに、第四紀後期のグローバルな環境変動が熱帯域に生息するネズミ類の遺伝的多様性にも影響を与えることが明らかになった。一方、残りの3種のネズミ類の遺伝的多様性のレベルは低く、数千年前の農業の発展に伴う生活環境の変化により、周辺の他地域からミャンマーへの移動によって集団の定着が生じた可能性が示唆された。

*R. exulans*のミトコンドリアDNAの塩基配列の変異に基づく解析を行ったところ、およそ1万年前の一斉放散によることが示唆された。Patheingyi (ミャンマー南西部)産の本種は腹部の毛色に顕著な多様性があることが判明した。インドネシアを含む他の東南アジア産の個体を含め、毛色関連遺伝子*Asip*の非コード領域および*Mclr*の解析を行ったところ、顕著な遺伝的多様性が認められた。本研究により、人為的環境の変化がネズミ類の分布に大きな変革をもたらすことを改めて確認することができた。*B. bengalensis*と*R. exulans*はミャンマーに密度高く普遍的に分布するがmtDNAの多様性のレベルは低く、近年の人類の農耕の発達とともに他地域から移入された可能性が示唆された。ミャンマー産*M. musculus*のmtDNAのハプロタイプは一斉放散のシグナルを示し、放散年代はおよそ5000年前と算出され、ミャンマーにおいて初期の稲作が開始された年代と一致した。ミャンマーにおいて*M. musculus*はMandalay近傍の乾燥地帯周辺に分布が限られていた。同属種および*R. exulans*が高密度に分布する地域では、稲作地帯であっても*R. exulans*が分布する地域では*M. musculus*は分布できない可能性が示唆された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Kishimoto M, Kato M, Suzuki H	4. 巻 -
2. 論文標題 Morphological and molecular recharacterization of the rodent genus <i>Mus</i> from Nepal based on museum specimens.	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Mammal Study	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Satoko Mori, Thidalay Thwe, Wai Min Thu, Shumpei P. Yasuda, Saw Bawm, Kimiyuki Tsuchiya, Ken Katakura, Satoru Arai, Kumiko Yoshimatsu, Hitoshi Suzuki	4. 巻 65
2. 論文標題 Species and genetic diversity of Bandicota (Murinae, Rodentia) from Myanmar based on mitochondrial and nuclear gene sequences	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mammal Research	6. 最初と最後の頁 493-502
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s13364-020-00491-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Myat-Myat-Zaw K, Thaw T, Shimada T, Maung-Maung-Theint S, Saing KM, Bawm S, Katakura K, Suzuki H.	4. 巻 36
2. 論文標題 Molecular characterization of species of the subgenus <i>Mus</i> from Myanmar.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Science	6. 最初と最後の頁 299-305
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2108/zs180161	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Maung Maung Theint S, Thwe T, Myat Myat Zaw K, Shimada T, Bawm S, Kobayashi M, Saing KM, Katakura K, Arai S, Suzuki H	4. 巻 28
2. 論文標題 Late Quaternary environmental and human impacts on the mitochondrial DNA diversity of four commensal rodents in Myanmar.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Mammalian Evolution	6. 最初と最後の頁 497-509
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s10914-020-09519-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

1. 著者名 Suzuki H	4. 巻 72
2. 論文標題 Evolutionary History of the Subgenus <i>Mus</i> in Eurasia with Special Emphasis on the House Mouse <i>Mus musculus</i> .	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Records of the Australian Museum	6. 最初と最後の頁 317-323
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3853/j.2201-4349.72.2020.1727	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

[学会発表] 計5件(うち招待講演 1件/うち国際学会 0件)

1. 発表者名 鈴木仁、藤原一道、河合洋介、高田豊行、城石俊彦、斎藤成也、長田直樹
2. 発表標題 ゲノム配列に基づく野生ハツカネズミの東方移動と毛色変異進化
3. 学会等名 日本進化学会第22回オンライン大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 菊池風花, 大館智志, 土屋公幸, 本川雅治, 鈴木仁, 城ヶ原貴通, Nguyen Truong Son, Saw Bawm, Thida Lay Thwe, Chandika D. Gamage, Taher Ghadirian, Hasmahzaiti Omar, Marie Claudine Ranoroosa, Ibnu Maryanto, 多屋馨子, 鈴木 基, 森川 茂, Richard Yanagihara, 新井智
2. 発表標題 ジャコウネズミのミトコンドリア配列の解析
3. 学会等名 日本哺乳類学会2019年度大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 鈴木仁
2. 発表標題 ネズミの進化と分化について
3. 学会等名 第 64 回日本寄生虫学会・日本衛生動物学会 北日本支部合同大会(招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小林素子、San Maung Maung, Thida Lay Thwe, 片倉賢、鈴木仁
2. 発表標題 ミャンマー産ナンヨウネズミにおける毛色関連遺伝子 (Mc1rとAsip) 配列多型の進化的推察
3. 学会等名 日本哺乳類学会2017年度大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 岸本真琴、鈴木仁、加藤克
2. 発表標題 植物園標本ネパール産Mus cervicolor の頭骨比較による再評価
3. 学会等名 日本哺乳類学会2017年度大会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	高田 豊行 (Takada Toyoyuki) (20356257)	国立研究開発法人理化学研究所・バイオリソース研究センター・開発研究員 (82401)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
ミャンマー	ヤンゴン大学	ミャンマー獣医科大学	