

論文内容の要旨

論文題目 Molecular-Phylogenetics and -Ecology of Gibbons

(テナガザルの分子系統・分子生態学)

氏名 松平 一成

テナガザルは東南アジアとその周辺に生息する小型類人猿である。現生類人猿の中でも多様性に富み、4 属およそ 17 種に分類されている。どの種も樹上での生活に適応した小さな体、長い腕と手などの身体的特徴を持っている。その一方で、毛色や歌の鳴き方に多様性がみられる。また、顕著な特徴として、ペア型の社会構造を形成する。これは哺乳類では非常に珍しく、なぜそのような社会構造を形成しているのか、興味もたれている。遺伝学的手法、特に野生生物を対象とした分子生態学と呼ばれる領域の手法は、この 20 年間に非常に発達し、様々な生物に用いられてきた。しかしながら、テナガザルについての研究は他の類人猿に比べて少ない。本研究では、多様性の研究の基盤となる系統関係 (1 章)、野生のテナガザルを対象とした交雑 (2 章)、社会構造と繁殖様式 (3 章) について、遺伝子解析による研究を行った。

テナガザルのミトコンドリアゲノムの分子系統関係 (1 章)

テナガザルは染色体数の違いにより、*Hoolock* 属 ($2n = 38$)、*Hylobates* 属 (44)、*Symphalangus* 属 (50)、*Nomascus* 属 (52) の 4 属に分けられ、およそ 17 種に分類されている。その系統関係は、いくつかの研究が行われてきたにも関わらず、いまだ解明されていない。これは先行研究ではミトコンドリア DNA (mtDNA) の一部の配列のみを解析の対象としており、短期間に集中して起きた種分化を明らかにするためには、情報量が少ないからだと考えられてきた。本研究では、*Hylobates agilis*、*Hylobates pileatus*、*Symphalangus syndactylus* と

Nomascus 属の1種、計4種のミトコンドリア全ゲノム配列を決定した。これに既知の *Hylobates lar* の配列を加え、3属5種のテナガザルについて非常に高い信頼性をもつ系統樹を、ヒト科の6種と外群として *Macaca mulatta* の配列を合わせて解析することで、得ることができた (図1)。まず *Nomascus* 属が分岐した後、*Symphalangus* 属と *Hylobates* 属が分岐したことが示された。また *Hylobates* 属の中では *H. pileatus* が初めに分岐し、その後 *H. lar* と *H. agilis* が分岐したことが示された。3属の分岐はおおよそ700~800万年前の中新世後期、*Hylobates* の3種の分岐はおおよそ330~390万年前の鮮新世に起きたことが推定された。さらに Chan et al. (2010) の塩基配列データも用いてより多くの種について再解析を行った結果、ミトコンドリア DNA のみでは一部の系統関係が明らかとならず、全種の系統の解明には核 DNA も用いた解析が必要であることが示された。

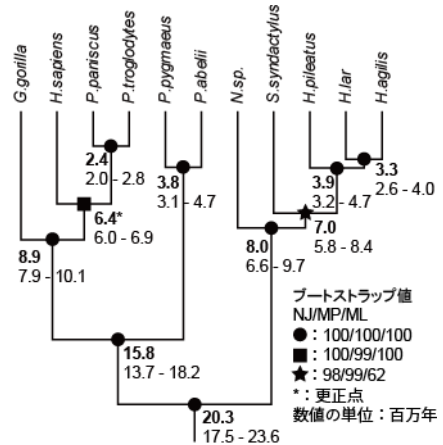


図1 ミトコンドリアゲノム配列による系統関係と分岐年代

さらに Chan et al. (2010) の塩基配列データも用いてより多くの種について再解析を行った結果、ミトコンドリア DNA のみでは一部の系統関係が明らかとならず、全種の系統の解明には核 DNA も用いた解析が必要であることが示された。

Hylobates 属2種のテナガザルの交雑地域におけるイントログレッション (2章)

Hylobates 属のテナガザルについて、交雑が起きている地域が3ヶ所報告されている。タイの Khao Yai 国立公園には *H. lar* と *H. pileatus* が生息し、両者の中間的な歌声と体色パターンを示す交雑個体が観察されている。しかし、それらの交雑個体は非常に狭い限られた地域においてのみ観察されているため、2種の間に遺伝的交流が存在するか否かはわからなかった。本研究では、交雑地域に近い Mo Signto, Klong E-Tau 地域で、2010年6月~2011年5月に観察された *H. lar*、68個体を対象に mtDNA の超多型領域 I (HVSI) を含む塩基配列を調査し、イントログレッション (遺伝子浸透) の有無を検証した。その結果、11個のハプロタイプが得られ、そのうち1つのハプロタイプ (HKY11) が *H. pileatus* 由来であることが確認された (図2)。

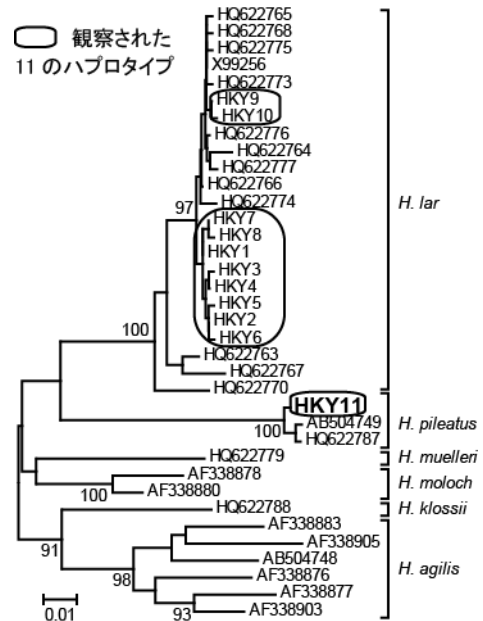


図2 観察された11のハプロタイプ

このハプロタイプをもつ9個体の内、7個体はひとつの母系家系に属し、3世代にわたって受け継がれていた。それらの形態学的特徴は、雑種第一代や戻し交雑個体とは異なり、*H. lar* そのものであったため、交雑によって生じたイントログレッションの影響が何世代も残っていると考えられる。Khao Yai 以外にも交雑地域は知られており、テナガザルの進化において交雑が重要な役割を果たしてきた可能性が示唆された。

テナガザルの社会構造と繁殖様式 (3 章)

テナガザルはオトナのオス 1 個体、メス 1 個体と未成熟個体からなるペア型の社会構造を形成するといわれている。このような社会構造は哺乳類では珍しい。これは、オスは多くのメスと交尾をすることで多くの子どもを残そうとする傾向が強く、特定のメスと常に一緒に生活することは他のメスとの交尾の機会を大きく制限してしまうためだと考えられる。そのため、テナガザルにおいて、どのような要因が交尾機会の減少という不利益を補って、ペア型の社会構造の形成を促しているのか興味もたれている。社会構造、配偶様式、繁殖様式は互いに密接に関わっているが、常に一対一の対応関係があるわけではない。事実、テナガザルにおいてペア外交尾 (EPC) が観察されており、社会的パートナーと配偶パートナーは必ずしも一致しない。そのため、テナガザルの繁殖様式、つまり子どもの生物学的父親が誰であるかを明らかにするには、遺伝マーカーを用いた調査が必須である。これまでに 2 つの先行研究が報告されているが、いずれも父子判定の数は多くなく (4 件と 10 件)、更なる研究が求められていた。加えて、いくつかの地域では複雄一雌群が安定して存在し、複数のオスがメスと交尾していることも観察されているが、このような社会構造における繁殖様式については全く知られていなかった。本研究では、1979 年から観察が継続され、ペア外交尾や複雄群が観察されている、Khao Yai 国立公園の Mo Singto, Klong E-Tau 地域に生息する *H. lar* の 17 グループを対象に 82 個体の常染色体 STR12 座位の遺伝子型を基に父子判定を行い、繁殖様式を調査した (表 1)。その結果、ペアでは 24 個体 (88.9 %) がペアのオスの子どもで、3 個体 (11.1 %) がペア外のオスの子ども (EPP) であり、ペアのオスはパートナーのメスの繁殖をほぼ独占していた。一方、複雄群では 14 個体 (93.3 %) が 1 位オスの子ども、1 個体 (6.7 %) が 2 位オスの子どもであり、1 位オスがグループ内の繁殖をほぼ独占していた。ペアのオスと複雄群の 1 位オスによる繁殖の独占の割合には有意な違いは無かった。今回明らかとなったペア外の子どもの頻度は、Khao Yai で観察されているペア外交尾の頻度 (8.7 %) と一致しており、また複雄群においては、オス間でのメスとの交尾頻度に偏りがあるという観察とも一致している。つまり、テナガザルの実際の繁殖様式は、配偶様式を強く反映していると考えられる。EPP の数が少ないことは、オスが効率的に配偶者を防衛でき

ていることを示唆しており、それがペア型社会構造の形成要因になっている可能性が示唆された。

表1. 父子判定の結果

グループ構造	グループ内のオス (1位オス) が父親	グループ内のオス (2位オス) が父親	ペア外 (グループ外) のオスが父親
ペア	24	-	3*
複雄群	14	1	0

* 本研究の対象個体中に父親が見つからない1個体を含む。

テナガザルのいくつかの調査地では、ペア以外の社会構造も観察されている。中でも複雄一雌群は、*S. syndactylus* や *H. lar* などペアを除く他の社会構造よりも安定的に存在することが報告されている。複雄一雌群では繁殖可能なメスは 1 個体のみであり、そのメスの

限りある繁殖の機会を巡って、オスの間で競争が存在するため、一般的にこのような社会構造は形成されにくい。そのため、テナガザルにおいては、このようなオスにとっての不利益を補い、複雄一雌群の形成を可能とする何らかの要因が存在すると考えられる。ひとつの仮説として、血縁淘汰が挙げられる。もし、オスの間に父子、兄弟などの血縁関係があれば、オスは自分の子どもを残すことができなくても、それら血縁者の繁殖を介して包括適応度を上げることができる。またオトナオス以外の血縁者であっても、それらの個体の生存率の上昇、繁殖成功度の上昇などによる包括適応度の上昇が期待される。本研究では、Khao Yai において、2010年6~9月に2個体のオトナオスを含む複雄群であることが確認された *H. lar* の6グループについて、Queller & Goodnight (1989) の血縁度を常染色体 STR12 座位によって計算した (表 2)。2個体のオス間の血縁度は、4グループ (J、N、S、NOS) において、血縁度が -0.220~-0.004 と低く、オスの間に血縁関係がないと考えられた。2グループ (A、B) では血縁度が 0.349 と 0.647 と高く、観察と父子判定の結果と合わせて、それぞれ父子、兄弟の関係が確認された。複雄群に所属する 12 個体のオスのうち、3 個体はグループ内に血縁度の高い個体が全く存在しなかった。加えて、1 個体においても、弱い血縁関係が示唆されたが、具体的な血縁関係は確認されなかった。以上のことから、テナガザルの複雄群のオス間の血縁関係は様々であり、血縁淘汰は複雄群の形成に必須の要因ではないことが明らかとなった。複雄群において 2 位オスがほとんど子どもを残していないという父子判定の結果と合わせると、2 位オスが繁殖による利益に関係なく、単独生活よりも複雄群に在ることによって利益を得ていることが示唆された。このことは、Khao Yai では、成熟後の分散までの時間が長いという観察からも支持される。

表2 複雄群のオス間の血縁度

グループ	オス1	オス2	血縁度†
A	A-AM2	A-AM1	0.349
B	B-AM1	B-AM2	0.647
J	J-AM2	J-AM1	-0.220
N	N-AM2	N-AM1	-0.004
S	S-AM2	S-AM1	-0.130
NOS	NOS-AM3	NOS-AM2	-0.167

†: Queller & Goodnight (1989)の推定値

本研究では、mtDNA と常染色体 STR という遺伝マーカーを用いることで、テナガザルの系統から、交雑、社会まで幅広い領域を対象に研究を行った。特に長期にわたる観察の記録が存在する野生テナガザルについて研究を行ったことで、仮説を検証するのに十分な個体数を対象とすることが出来た。他の生物種に比べて、テナガザルについて調査されている課題は非常に少ない。そのため、今後も観察と分子生態学的手法をあわせて用いることにより、テナガザルの生態について更なる知見が得られることは確実であり、期待される。