

	キム シン
<b>氏 名</b>	<b>金 祥仁</b>
本籍（国籍）	韓国
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	連研第 676 号
学位授与年月日	平成 28 年 9 月 26 日
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当課程博士
研究科及び専攻	連合農学研究科 生物環境科学
<b>学位論文題目</b>	<b>Biogeography of carnivore species occurring extensively in the Northern Hemisphere based on ecomorphological and phylogeographic patterns（生態形態学および系統地理学的パターンから基づいた北半球における食肉目動物の生物地理学的研究）</b>
学位審査委員	主査 帯広畜産大学 教授 押田 龍夫 副査 柳川 久(帯広 教授),中村 剛之(弘前 准教授),東 淳樹(岩手 講師)

### 論文の内容の要旨

Biogeography is the investigation of varied environmental determinants that related to the aspects of historical and contemporary distribution of species. Adaptation traits are indicated as the combined result of various aspects such as phylogenetic, morphological, and ecological relationships. Therefore, the historical and contemporary aspects are inseparable. Biogeographic studies have been separated heretofore into historical and biological disciplines, but most practitioners now realize that both perspectives are necessary to explain geographic patterns of inter- or intra-species. Morphological characteristic is one of important phenotypes that reflect on geographic differences of organisms and their adaptations to varying environmental conditions. Morphological variation over different geographics often exhibits predictable patterns caused by environmental adaptation. Of the external morphological characteristics, body size difference is often linked to specific environmental factors, such as climate, food availability, and geographic range. Ecogeographic variation in body size of homeotherms has been demonstrated by skull length as an index of body size. Geographic phenomena explained by specific ecological determinants are called as ecogeographic rule. Ecogeographic rules such as Bergmann's rule (adaptation to large body size in conditions of lower temperature and lower humidity) and island rule (adaptation to gigantism or dwarfism of body size in island populations) are often observed in mammals. Adaptation to these ecogeographic rules may explain evolutionary adaptation of mammalian species. Terrestrial carnivore species occurring in wide geographic ranges have remarkable geographic variation in body size due to their high mobility and generalist habits. These species are the most challenging groups to resolve biogeographic patterns. Their high adaptability to various environmental conditions influenced on polymorphic characteristics and variety of phylogeographic outcomes. Of carnivores, raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) and red fox (*Vulpes vulpes*) have opportunistic feeding habits depending on food availability in various geographic areas. Also, the strong adaptability of these species might be related to their moderate locomotive ability in wide distribution range. Therefore, raccoon dogs and red foxes could be the most ideal model to demonstrate patterns of historical biogeography and ecomorphology influenced by various environmental factors. This study focused on two generalist, raccoon dog and red fox that are distributed in the Northern Hemisphere.

First, to estimate biogeographic and ecomorphological patterns of raccoon dogs influenced by various environmental factors, I compared skull morphological variation to phylogeographic pattern, geographic gradients, and climatic factors based on the following four hypotheses.

1. Skull morphological variation of raccoon dogs in East Asia might be influenced by phylogenetic patterns.
2. Diversity pattern of skull morphology might be influenced by clinal variation due to the geographic gradients.
3. Skull morphological variation of raccoon dogs might have specific geographic patterns influenced by specific ecological factors.
4. Influence of environmental factors to the morphological adaptation might be different depending on the land type (mainland or island), according to the island effect).

Second, to estimate biogeographic and ecomorphological patterns of red foxes influenced by various environmental factors, I compared skull morphological variation to phylogeographic pattern, geographic gradients, climatic factors, and vegetation types based on the following four hypotheses.

1. Morphogeographic pattern of red fox in the Northern Hemisphere might be reflected by the effect of phylogenetic constraints.
2. Morphogeographic differences in the skull characteristics might be explained by the clinal variation.
3. Skull morphological variation of red fox may show specific geographic pattern influenced by climatic differences due to their various habitats across the Northern Hemisphere.
4. Various habitat types with the extensive vegetational differences might affect the skull morphological variation pattern.

This study demonstrated environmental factors that determine the morphogeographic pattern of skull on both species. Firstly, phylogeographic pattern was reflected in the morphogeographic difference of raccoon dog and red fox. Significant correlation between genetic and morphological distances was observed especially between land types. Also, the disparity between phylogenetic and morphological patterns within the land types was interpreted as strong influence on morphological distance with geographic difference. It might be due to the multiple migrations of red foxes, which have high mobility and adaptability to severe winter. This study supports that the raccoon dog and red fox are suitable for speciation model due to the phylogenetic and morphogeographic differences between the land types. Secondly, morphogeographic patterns of raccoon dog and red fox showed strong conformity to Bergmann's rule and island rule by significant relation to ecological determinants such as latitude, mean annual minimum temperature, mean annual sum of precipitation, and vegetation. Larger skull size of raccoon dog and red fox in cold conditions in continental populations strongly reflected Bergmann's rule. In Japanese Islands, clear influence of Bergmann's rule was observed in the raccoon dogs. However, red foxes showed opposite tendency on the temperature difference between continental and island populations with relatively smaller skull size of Hokkaido population due to the island dwarfism. Although these two species of Japanese Islands had distinct skull morphological characteristics on the temperature, the significantly different influence between continents and islands on the temperature reflects on island effect on Japanese raccoon dogs and Japanese red foxes. These ecogeographic rules for carnivore species could be supported by the present results that cover wide distribution range. Lastly, allometric scaling of mandible measurements in southern populations of raccoon dogs implies convergent evolution. Raccoon dogs of southern populations both in mainland and island had relatively smaller mandible size compared to skull length. Also, relatively larger mandible measurements compared with skull length were observed in the southern populations of red foxes in two continents (the Eurasian and North American Continents). Unique allometric pattern in the mandible of broadly distributed terrestrial mammal species might be related to convergence evolution by similar environmental pressures, but not always reflect in the phylogenetic background. The present study demonstrated influence of Bergmann's rule and island rule on the raccoon dogs and red foxes. Also, powerful evidences for adaptation, morphological convergence between phylogenetically separated taxa were found in the red fox populations. Species that have wide distribution range according to high ability of adaptation show various morphological variations. This could be interpreted as consequence of convergent evolution within a species. The present study will contribute to understand other mammal species, which are extensively distributed and have not been fully resolved their biogeographic history.

<日本語翻訳>

生物地理学は種の歴史と分布に関連する多様な環境要因を明らかにすることを目的とした学問である。生物の適応形質は系統学的、形態学的、および生態学的な要因の複雑な組

み合わせの結果として現れるため、過去と現在の生物学的事象を切り離して考えることはできない。近年多くの専門家は、種間または種内の地理的変異パターンを説明するために、過去そして現在における生物学的事象を総合的に理解する必要性を認識している。形態学的形質は生物の地理的変異や多様な環境条件への適応を反映する重要な形質の一つである。そして地理的な違いに基づく形態的変異のパターンは、環境適応の結果生じる予測可能な現象であるかもしれない。特に身体の大きさは、気候、餌資源の存在量、分布域の様な特定の環境要因と関連することが知られており、哺乳動物において頭骨の長さに反映されることが示されている。

特定の環境要因によって生じる哺乳動物の地理的変異は生態地理学的規則によって説明されることがある。ベルグマンの規則（低気温・低湿度の高緯度地方において身体がより大きくなる環境適応）や島嶼規則（島嶼集団における身体サイズの小型化や大型化）等の生態地理学的規則は多くの哺乳動物で観察されている。これらの規則に基づいて哺乳動物種の進化的適応を説明することも可能な場合がある。広い分布域をもつ陸性食肉類の高い移動能力とジェネラリストとしての資源利用能力は、地理的変異を惹起する原因となることが期待され、広域分布性陸性食肉類は、生物地理学的パターンを解明するための恰好な研究対象であると期待される（様々な環境条件に対する高い適応性は多型の創出と維持にそのまま繋がるものと考えられる）。特に雑食性であるタヌキ (*Nyctereutes procyonoides*) とキツネ (*Vulpes vulpes*) は、餌資源の選択幅が広く顕著な適応力を持つと考えられ、様々な環境要因による歴史的生物地理学および生態形態学的パターンを実証するための理想的なモデル動物であろう。そこで本研究では、ユーラシア大陸に分布するタヌキと北半球に広く分布するキツネを研究対象として、以下の試行を行った。

タヌキにおいて、多様な環境要因における生物地理学および生態形態学的な一般則を明らかにするために、4つの仮説（1.頭骨の形態学的変異は系統学的背景に影響を受けている、2. 頭骨の形態学的変異のパターンはクラインとして表される、3. 頭骨の形態学的変異は特定の生態学的要因の影響による特定の地理的パターンを持つ、4. ランドタイプ（大陸と島）に応じて形態的適応への環境要因の影響は異なる）に基づいて、系統地理学的パターン、連続した地理的変化、さらに気候等の環境要因と頭骨の形態変異を比較した。また、キツネにおいてもタヌキ同様の一般則を明らかにするため、4つの仮説（1.頭骨の形態学的変異は系統学的背景に影響を受けている、2. 頭骨の形態学的変異のパターンはクラインとして表される、3. 頭骨の形態学的変異は気候差による特定の地理的パターンを持つ、4. 頭骨の形態学的変異は植生タイプによって特定の地理的パターンを持つ）に基づいて、系統地理学的パターン、連続した地理的変化、気候等の環境要因と頭骨の形態変異を比較した。

本研究の結果、両種において頭骨の形態地理学的パターンを決定する要因を抽出することができた。第一に系統地理学的パターンは両種の形態地理学的変異に反映されることが明らかとなった。算出された遺伝的距離と形態的距離との間に有意な相関が見られ、特にランドタイプ間で顕著であった。また各々のランドタイプ内における系統学および形態学的なパターンから形態的距離への強い地理的影響が示唆された。これらのことから、タヌキとキツネが環境の変化を反映した種分化を考える際のモデル動物として適していることが示唆された。第二に形態地理学的パターンは、緯度・年最低気温・年平均降水量・植生等の生態的決定要因と有意な関連性があり、ベルクマンの規則と島のルールに従うことが示された。より寒冷な環境のタヌキとキツネの大陸集団で見られた大きい頭骨サイズはベルクマンの規則で説明可能であり、さらに島嶼部（日本列島）のタヌキ集団でも本規則の影響が観察された。一方、島嶼部（日本）のタヌキとキツネは気温による頭骨の形態的パターンが大陸のものとは異なっており、これは島嶼規則による小型化が影響したものと考えられる。食肉類においてこれまで為されてきた地域スケールのデータに基づく生態地理学的規則の信頼性に関する議論は、本研究における広域スケールのデータから実証することができた。第三に、南方のタヌキ集団における下顎骨測定値のアロメトリックスケールリングデータは収斂進化を意味することが強く示唆された。大陸と島嶼の双方において、南方のタヌキ集団は頭骨の長さに比べて比較的小型な下顎骨を持つことが明らかとなった。

一方、ユーラシア大陸と北米大陸南部のキツネ集団は、頭骨の長さに比べて共に大型の下顎骨を持つことが観察された。両種の下顎における特有なアロメトリックスケーリングは、同様の環境圧による収斂進化の結果である可能性が考えられる。

本研究では、タヌキおよびキツネの集団においてベルグマンの規則と島嶼規則が当てはまることが明らかとなった。さらに両種において、系統学的背景が異なる隔離された集団間における形態的収斂の存在が実証された。高い適応能力を有する広域分布性種は様々な形態的変異を示すが、種内における収斂進化の結果、変異ではなく類似を示す集団同士も存在することが明らかになった。本研究の結果は、様々な他の哺乳動物種の生物地理学的研究に対しても有用であり、今後の哺乳類の進化生物学的研究に十分貢献可能な重要な基礎情報であろう。

### 論文審査の結果の要旨

広域分布性哺乳類はその分布域において様々な環境へ適応する潜在的 가능성이考えられる。広域に分布することによって、どの様な遺伝的分化が生じ、さらにどの様な形態学的適応が生じるのかを北半球に広く分布するキツネ、及び東アジアから東南アジア北部にかけて広く分布するタヌキをモデル動物として使用し、哺乳類進化の普遍的則を解明することを試みた研究である。本研究の結果、両種における頭骨の形態地理学的パターンは、系統地理学的パターンを反映すること、集団間で算出された遺伝的距離と形態的距離との間に有意な相関が見られ特に島嶼集団と大陸集団の間で顕著であること、また、島嶼集団間及び大陸集団間における系統学のおよび形態学的なパターンから形態的距離に対する強い地理的影響が示された。さらに形態地理学的パターンは、緯度・年最低気温・年平均降水量・植生等の生態的要因と有意な関連があり、ベルグマンの規則と島嶼規則に従うことが示された。より寒冷な環境のキツネとタヌキの大陸集団で見られた大型の頭骨サイズは、ベルグマンの規則で説明可能であり、さらに島嶼部（日本列島）のタヌキ集団でも本規則の影響が観察された。一方、島嶼部（日本列島）のタヌキとキツネは気温による頭骨の形態的パターンが大陸のものとは異なっており、これは島嶼規則による小型化が影響したものと考えられる。加えて南方のタヌキ集団における下顎骨測定値のアロメトリックスケーリングデータは収斂進化を意味することが強く示唆された。大陸部と島嶼部の双方において、南方のタヌキ集団は頭骨の長さに比べて比較的小型な下顎骨を持つことが明らかとなった。一方、ユーラシア大陸と北米大陸南部のキツネ集団は、頭骨の長さに比べて共に大型の下顎骨を持つことが観察された。両種の下顎における特有なアロメトリックスケーリングは、同様の環境圧による収斂進化の結果である可能性が考えられる。

本研究では、キツネ及びタヌキの集団においてベルグマンの規則と島嶼規則が成立することが明らかとなった。さらに両種において、系統学的背景が異なる隔離された集団間における形態的収斂の存在が実証された。高い適応能力を有する広域分布性哺乳類は形態的変異性を示すが、種内における収斂進化の結果、変異性ではなく類似性を示す集団同士も存在することが明らかになった。本研究の結果は、様々な他の哺乳類種の生物地理学的研究に対しても有用であり、今後の哺乳類の進化生物学的研究に十分貢献可能な重要な基礎情報であると考えられる。さらに、研究目的とは若干逸れるが、本研究を通して、日本産

タヌキ集団が大陸産のものとは異なる固有種であることが示される結果となり、これは日本産野生哺乳類の起源及び系統進化を考える際に重要な知見である（これについては平成28年1月に全国で新聞報道が、また北海道においてテレビ報道が為された）。これらの成果を鑑みて、本審査委員会は「岩手大学大学院連合農学研究科博士学位論文審査基準」に則り審査した結果、本論文を博士（農学）の学位論文として十分価値のあるものと判定した。

学位論文の基礎となる学術論文

**【主論文】**

1. Kim, S-I., Oshida, T, Lee, H., Min, M-S., and Kimura, J. (2015)  
Evolutionary and biogeographical implications of variation in skull morphology of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*, Mammalia: Carnivore).  
Biological Journal of the Linnean Society 116: 856-872.

**【参考論文】**

1. Kim, S-I., Park, S-K., Lee, H., Oshida, T., Kimura, J., Kim, Y-J., Nguyen, S. T., Sashika, M., and Min, M-S. (2013) Phylogeography of Korean raccoon dogs: implications of peripheral isolation of a forest mammal in the East Asia. Journal of Zoology, London 290: 225-235.
2. Kim S-I., Suzuki, S., Oh, J., Koyabu, D., Oshida, T., Lee, H., Min, M-S., and Kimura, J. (2013) Sexual dimorphism of craniodental morphology in the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* from South Korea. The Journal of Veterinary Medical Science 74: 1601-1609.