

学 位 論 文 題 名

Geographic variations of morphological and genetic features among island populations of the sika deer (*Cervus nippon*) in southern Japan: ecological and historical nonexchangeability

(ニホンジカの形態及び遺伝的形質の地理的変異：生態学的・歴史的な交換不可能性に着目した南日本島嶼個体群の解析)

学位論文内容の要旨

生物種内における形質の地理的変異(個体群間変異)の発見とそのパタンの出現に関わるプロセスや動因を解明することは、種分化プロセスを理解する上で重要である。個体群間で形質の変異が見られ、その変異が自然選択によってもたらされた適応進化であった場合、それぞれの個体群は生態学的に交換不可能である。交換不可能な個体群は、別々の単位として認識される必要があり、形質の地理的変異の研究は、保全や管理の単位を考えるために不可欠な知見をもたらす。これまで、個体群間変異の適応進化に関する研究は、操作実験が可能な小型の動植物に限られており、実験の難しい大型哺乳類に対する研究手法は、確立されていない。本研究では、南日本島嶼に生息するニホンジカを用いて、島嶼個体群間の形態的な変異を調べ、1) その変異はどのような環境要因が影響して引き起こされたのか、2) 形質の変異には遺伝的要因に関わる適応進化を含んでいるのか、について分析し、3) 進化によって変異した形質と、歴史的な隔離によって生まれた中立な遺伝的変異に基づいたグルーピングの2つを合わせ、新しいグルーピング法を提案した。

第一章では、形質の個体群間変異に関する研究の歴史と変異を引き起こす動因、その検出方法に関する先行研究をまとめ、本論文で扱う生物種と研究対象地域の地史を紹介した。

第二章では、南日本島嶼のニホンジカ個体群間の形質の変異を記述し、その変異に関係する環境要因を分析した。体サイズの個体群間変異は、もっとも注目されている形質の一つであり、多くの環境要因との関係が報告され、その関係性を説明する仮説が多く提案されている。本研究では、その代表的な仮説(ベルグマンの規則、島の規則など)を検証した。また、多くの形質が体サイズの指標として利用されているが、それらには、サイズに関わる変異と計測値特異的な変異があることが考えられる。複数の形質を同時に分析することによって、サイズ共通の変異と計測値特異的な変異に分離できる。本研究では計測形質の中で最も個体群間分散が大きかった中手骨(下部の前足の骨)に着目して、頭蓋基底全長(CBL)と同じ分散と、それ以外の分散に分離して、環境要因との関係を解析した。その結果、CBLは、島の面積(+)、降水量(-)及び温度(-)に関係が見られ、従来の1要因に基づいた仮説では不十分で、複数の仮説を組み合わせる必要がある。

ることが明らかになった。面積、降水量、温度はともに、生息地の食物資源量と間接的に関わっている可能性があり、体サイズは餌資源によって制限されることが示唆された。一方で、中手骨に特異的に見られた個体群間の分散値は降水量(-)、島の傾斜度(-)に強い関係を示した。降水量や島の傾斜度は島の地形と関係していると考えられる。したがって中手骨特異的な変異は島の地形と関係して変異している可能性が示唆された。

第三章では、発見された体サイズや中手骨に特異的な変異が、自然選択によってもたらされたものなのかを調べるために、野外個体で得られた個体群間の表現形質と中立遺伝子マーカーの分化程度を比較した。CBLと中手骨（相対値）の個体群間の分化程度は、中立遺伝子マーカーで得られた個体群間の分化程度よりも明確に大きかった。このことから、これらの個体群間変異は、遺伝的浮動ではなく、自然選択の力が働いた結果であることが明らかになった。この結果から、観察された変異は、自然選択が働いた結果であると結論づけることはできるが、この個体群間変異が遺伝的変異によらない可塑性だけによってもたらされた可能性が残る。適応進化であるという結論を出すためには、この可能性を排除しなければならない。そこで、個体群間と個体群内の表現型分散のうち遺伝分散の割合の大きさをとりうるあらゆる範囲に設定して、個体群間変異は遺伝的浮動で予測される値よりも大きいのかを調べた。その結果、CBLと中手骨の長さは個体群間の表現型分散に含まれている遺伝分散が非常に低かったとしても、遺伝的要因によって個体群は有意に分化していることが示された。さらに屋久島の野外個体と動物園で生まれ、飼育されている屋久島由来の個体では、相対的な足の長さの違いは見られないことを確認した。つまり、異なる環境に移動しても形質は異ならず、可塑性が見られなかった。このことから、遺伝的要因がシカの足の長さの決定に確実に関わっていると言える。したがって、中手骨の変異は、個体群間で遺伝的な変異を伴う形質の変異があった結果、つまり適応進化を含む形質の変異があることが明らかになった。この一連の調査・分析によって、操作実験ができず、遺伝率が推定困難な動物において、初めて局地適応の存在が実証された。

第四章では、それぞれの個体群で局地適応した形質によるグルーピングと隔離された歴史を反映する遺伝子によるグルーピングによって、南日本島嶼個体群の区分を行った。それぞれの環境に局地適応した形質をもつ個体群間は、生態学的に交換不可能である。中手骨は個体群間ごとに変異していて、適応進化によって引き起こされたことが本研究によって判明した。この形質による区分と、歴史的な交換不可能性を評価する遺伝子マーカーを使って、南日本島嶼のシカ個体群を区分した結果、分析対象の個体群は「九州・五島列島・対馬」「種子島・口永良部島」「屋久島」の3つのグループに分けることが妥当であることがわかった。

第五章では、南日本島嶼個体群の形質の地理的変異の調査と解析から得られた知見を統合し、形質変異の生態学的な背景と変異に働く要因に関してまとめた。

本研究は、大型哺乳類において初めて、体サイズ、相対的な中手骨の形質変異が局地適応の結果であることを新しい分析手法を使って示した。シカがそれぞれの島に局地適応した形質をもつことによって、それぞれの島の生態系へ異なる選択圧をあたえている可能性があり、今後の生態学的な研究への発展が期待できる。さらに、今回使った手法は実験不可能な他の生物への応用が可能となるだろう。

学位論文審査の要旨

主査	教授	齊藤	隆
副査	教授	日浦	勉
	准教授	揚妻	直樹
	助教	岸田	治
	教授	梶	光一

(東京農工大学大学院農学研究院)

学位論文題名

Geographic variations of morphological and genetic features among island populations of the sika deer (*Cervus nippon*) in southern Japan: ecological and historical nonexchangeability

(ニホンジカの形態及び遺伝的形質の地理的変異：生態学的・歴史的な交換不可能性に着目した南日本島嶼個体群の解析)

生物種内における形質の地理的変異（個体群間変異）に関わるプロセスや動因の解明は、種がどのように分化するのかを知るうえで重要であり、生物学の根源的な問題の一つである。個体群間変異が自然選択によってもたらされた適応進化であった場合、それぞれの個体群は生態学的に交換が不可能で、交換不可能な個体群は別々の単位として認識されるべきであり、保全や管理の単位を考えるための基礎的な知見となる。これまで、個体群間変異の適応進化に関する研究は、操作実験が可能な小型の動植物に限られており、実験が難しい大型哺乳類において研究手法は確立されていない。本研究では、南日本島嶼に生息するニホンジカを用いて、島嶼個体群間の形態的な変異を調べ、1) その変異はどのような環境要因が影響して引き起こされたのか、2) 形質の変異には遺伝的要因に関わる適応進化を含んでいるのか、について分析し、3) 進化によって生じた形質変異に基づいたグルーピングと歴史的な隔離を反映した遺伝的変異に基づいたグルーピングを合わせた新しいグルーピング法を提案した。

生物種内の体サイズの個体群間変異は、もっとも注目されている形質の一つで、特定の環境要因と関係したパターンが報告され、その関係性を説明する多くの仮説が提案されている。申請者は、南日本島嶼のニホンジカ個体群間の形質の変異を記述し、環境要因の分析を通して、体サイズに関する代表的な仮説（ベルグマン則、島嶼則など）を検証した。また、サイズに関わる変異と計測部位に特異的な変異があることに着目し、計測部位間に共通の変異と計測部位特異的な変異を分離して分析することに成功した。分析の結果、サイズの指標となる頭骨基底全長は、島の面積（+）、降水量（-）とに関係が見られ、従来の1要因に基づいた仮説では変異を十分に説明できないことが明らかになった。面積、降水はともに生息地の食物資源量と間接的に関わっている可能性があり、体サイズは餌資源によって制限されることが示唆された。

一方で、個体群間に大きな変異が見られた中手骨において、この部位に特異的に見られた個体群間の分散値は、降水量（-）、島の傾斜度（-）とに強い関係を示した。降水量や島の傾斜度は島の地形と関係していると考えられる。したがって中手骨特異的な変異は島の地形と関係していることが明らかになった。これらの成果は生態学において長く問題となってきた体サイズの一般則（ベルグマン則、島嶼則など）の要因解明につながるものとして高く評価できる。

申請者は、次に、体サイズや中手骨にみられた変異が自然選択によってもたらされたものなのかを調べるために、野外個体で得られた個体群間の表現形質と中立遺伝子マーカーの分化程度を比較した。頭骨基底全長と中手骨の分化程度は、中立遺伝子マーカーで得られた分化程度よりも明確に大きく、これらの表現型変異は、遺伝的浮動ではなく、自然選択が働いた結果であることが明らかになった。また、頭骨基底全長と中手骨の長さは個体群間の表現型分散に含まれている遺伝分散が非常に低かったとしても、遺伝的要因によって個体群間は分化していることを表現型分散に関わる遺伝的効果の数値分析によって示した。これらの分析に加え、屋久島の野外個体と動物園で生まれ、飼育されている屋久島由来の飼育個体では、足の長さの違いは見られなかったことを明らかにした。つまり、異なる環境に移しても形質は変わらず、可塑性は見られないことが分かった。以上の分析から、遺伝的要因がシカの足の長さの決定に確実に関わっており、中手骨の変異は適応進化によってもたらされたことが明らかになった。この一連の調査・分析によって、操作実験ができず、遺伝率が推定困難な動物において、初めて局地適応の存在が実証された。今後はこの研究手法によって他の動物でも類似の研究が進むものと期待される。

これに加えて、申請者は、局地適応示した形質による個体群の区分と、歴史的な交換不可能性を評価する遺伝子マーカーを使った個体群を区分した結果を総合化することによって、分析対象の個体群は「九州・五島列島・対馬」「種子島・口永良部島」「屋久島」の3つのグループに分けることが妥当であること示した。

以上のように、申請者は、大型哺乳類において初めて、体サイズ、中手骨の形質変異が局地適応の結果であることを新しい分析手法を使って示した。また、基礎的な研究成果に基づいて個体群の保全に関わる単位のグルーピング法を提唱するなど保全生物学的にも大きな貢献を果たした。審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や修得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。