

**科学研究費助成事業 研究成果報告書**

平成 29 年 6 月 16 日現在

機関番号：82617

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2015～2016

課題番号：15H06884

研究課題名(和文) 小型哺乳類化石を用いて、進化における生態系ニッチ競争の役割を読み解く

研究課題名(英文) Roles of interspecific competition on dietary evolution in small mammals

研究代表者

木村 由莉 (Kimura, Yuri)

独立行政法人国立科学博物館・地学研究部・研究員

研究者番号：50759446

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,100,000円

研究成果の概要(和文)：ニッチ競争下にある動物の食性進化を追跡することを目的に、長時間スケール(700万年間)で共存した2つの小型哺乳類グループを対象に分析を行った。この結果、共存期間の前半期では、グループの食性は対照的になるような変化を示し、動物同士の相互的な作用が強かったと推測される。一方、後半期では、共存グループが互いに収束し同じような変化パターンを示すことから、環境に起因するフィルタリングが強くなったと推測された。同じ生態系で共存するには、系統的的近縁性に関係なく、共存初期時に食性を変化させる必要があり、系統的に遠い関係のほうが、長く共存できることが明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Biotic interaction such as interspecific competition for food has been rarely studied and limitedly recognized as a shaping factor for evolutionary patterns, compared to overwhelmingly accumulated evidence on the relationships between abiotic forces and macroevolution. This study aims to examine the role of interspecific competition on isotopic dietary evolution among small mammalian lineages by utilizing a paleontological event that murine rodents completely replaced 'cricetid' rodents. Our results indicate that the coexisting time interval can be divided into two subintervals. In the first interval, murine and 'cricetid' rodents shifted their isotopic diet oppositely, suggesting that biotic interaction was stronger than environmental filtering. In the second interval, environmental filtering is suggested to be stronger than biotic interaction. These findings show that dietary shift is necessary at the initial timing, not depending on the suggested phylogenetic distances.

研究分野：古生物学

キーワード：脊椎動物化石 生物地球化学 小型哺乳類 食性進化 古生態学

## 1. 研究開始当初の背景

古生物学では、環境変動に起因する生息環境の変化や大陸移動に起因する個体群の地理的な孤立など、非生物的要因が及ぼす進化への役割が研究されてきた。数万年から百万年単位の長時間スケールで種の多様性やターンオーバーを追跡し、汎世界的な環境変動指標との相関性が高ければ、非生物学的な要因によって生物が進化したと解釈されている。大陸スケールのような大きな空間や数万年以上の長時間スケールでは、このような非生物的要因が生物進化の重要な役割を成していることは広く受け入れられており、最近では地質学的イベントと分子系統学の分岐年代の推定がよく一致することからも、その事実が認められている。一方、生態学や生物学では、集団の群集構成、個体群の量や大きさのバランス、生理的な耐性など、生物に起因する適応能力にスポットが当てられている。しかしながら、地質学的な百万年単位の時間スケールの中で生物学的要因がどれほど重要なのかは未解決な課題となっている。

一般に、地質学的時間スケールの中で、生物学的な要因による進化を示すことは困難であると言われる。地質学的スケールでは、テクトニクスや海洋地理など他因による生物群の増減によって、生物学的な要因が打ち消されてしまうからである。これらの二大要因を完全に切り離すことは不可能であるため、生物の相互作用が及ぼす進化への役割を考慮するには、大量絶滅などの大きなイベントが起こっていない期間に限定して調べる必要がある。

## 2. 研究の目的

本研究では、古生物学的な長時間スケールを利用して、パキスタン北部地域から産出した中新世の小型哺乳類ネズミ亜科、アレチネズミ亜科、キヌゲネズミ科の動物が科レベル（もしくは亜科レベル）の種間競争によってどのような食性進化をしたのか明らかにすることを目的とする。

この地域の小型哺乳類化石が本テーマに理想的な研究材料であると考えられる根拠として、(1)この地域から見つかっている小型哺乳類化石のうち、研究対象のグループは占有率が70-90%と大多数を占めることから、一方のグループの存在が他方のグループに影響を及ぼしている可能性が高く、(2)長時間スケール（約1750万年前から約850万年前の900万年間）で食性の変遷を追跡することができ、(3)ヒマラヤ山脈と当時東ヨーロッパまで広がっていた地中海によって他地域から地理的に隔てられていたことが挙げられる。つまり、地質学的に環境変動が比較的穏やかな時代、動物の流入出がある程度制限されていた地域という条件下で、生態系ニッチの競争下にあった動物を比較している。

## 3. 研究の方法

ネズミ亜科は、アレチネズミ亜科との共通祖先から進化したと考えられ、キヌゲネズミ科はその2つを合わせたグループの姉妹群である。パキスタンにはキヌゲネズミ科から2亜科が知られており、これらの4亜科を研究材料とすることで、系統の近縁性の影響度を考慮する。

まず、これらの亜科レベルのグループの個数比率の相関性を調べるために、データベースを作成した。高い信頼性で同定することが可能な第一大臼歯を使い、個数比率の相関性の時系変遷を調べた。次に、下顎の第一大臼歯の中で、酸に犯されておらず、物理的な保存状態が良好である標本を選定し、レーザー熱を利用して炭素と酸素の安定同位体比を測定した。この手法を用いると、微小領域の破壊で分析することが可能であるが、重要な形態が破壊される可能性は否定できないため、分析に用いた標本は全てエポキシ樹脂でレプリカを作成した。安定同位体を用いた古生態学の研究は、大型草食哺乳類については多くの基礎研究が存在するが、小型哺乳類に関しては分析のための標本サイズに制限され、基礎研究がほとんど存在しない。そのため、食性復元は、時系列変化として相対的に考察する。

## 4. 研究成果

### (1) 標本とデータベース

無脊椎動物や植物に比べて産出頻度が低い脊椎動物の化石を破壊分析に利用するには、代替として、研究利用に耐えうる精巧なレプリカ標本を作成することが重要となる。低収縮率(0.1%)のシリコンと超低粘度のエポキシ樹脂を組み合わせることで、歯の微細磨耗痕も保存された高精度のレプリカ標本をルーティン作業として作成することを可能にした。シリコン型は全て作成し終わり、現在はエポキシ樹脂による型抜き作業を進めている。出来上がったレプリカ標本から順次、国立科学博物館にて、一般利用に向けた登録作業を進めている。

本研究で利用した化石は、1970年代～1990年代に行われたフィールド調査によって集められた博物館標本であるが、データベースの正確性や情報量は分類群によって差があり、解析をするにあたって大きな問題になることがアリゾナ大学での標本調査によって判明した。そこで、分析対象となる化石については、種レベルもしくは属レベルで分類群の同定を再検討し、形態を再計測することで、各グループに生じる潜在的なエラーを同等レベルとし、解析可能なデータベースを作成した。

### (2) 種分化初期段階の種の多様性

パキスタンのネズミ化石は、1200万年前後に、族(tribe)レベルのグループに二分化することが先行研究で示されたが、分化初期段

階(約 1050 万年前頃)は、種記載に向けた分類群の検討は全く行われてこなかった。ネズミ亜科内の種分化が、アレチネズミ類およびキヌゲネズミ類の亜科間での競争に影響がある可能性があるため、歯の形態から種レベルの同定を行った。分化イベントからおおよそ 100 万年間経た 2 系統群は、同地域で少なくとも 4 属に多様化していることがわかった。この結果は、現時点で、査読付きのオープンアクセス論文として受諾されている。

#### (3) 歯形態を利用した生息環境の推定

小型哺乳類の化石種は、歯の化石のみで知られている場合はほとんどであるため、生息環境の推定をするには、歯の機能形態を議論する必要がある。現生種と化石種の歯のアウトライン形態を数値化し、クラスター解析によって得た近似性から生息環境を推定、過去の先行研究(例えば、動物相解析など)と詳細に比較することで、歯のアウトライン形態を利用した小型哺乳類化石種の生息環境の推定方法が有効であることを明確に示した。この結果は、オープンアクセス論文として投稿し、現在査読中である。

#### (4) 分析データの信頼性の確認

歯エナメル質の微小領域での炭素と酸素の安定同位体分析は、赤外線レーザー熱を利用している。レーザー熱による同位体分別を考慮するために、同位体比が既知の材料と一緒に分析し、補正する必要がある。レーザー熱への挙動が似ていると判断し、ゾウ化石の歯の破片をもとに補正し、さらに幾つかの標本については、頬側と舌側の両サイドを分析することで、数ヶ月間以上の間があく分析によってデータに時系的な偽トレンドが生じていないか判断した。炭素同位体比における両サイドの差の標準偏差はわずかで、これらのデータの信頼性は十分に高いと判断された。

#### (5) 生態系ニッチの競争による食性進化

データベースを元に、亜科レベルでの個体比率の相関性と時系列で比較したところ、負の相関程度と優勢程度により、約 900 万年間の共存期間は大きく 2 つの区間に分かれることが示された。第一区間では、アレチネズミ類(1 亜科)とキヌゲネズミ類(2 亜科)の 3 グループは、いずれもネズミ類との相関性は高くなく、相関程度も互いに異なる。第二区間では、これらはネズミ類に対して同じような負相関性を持ち、その程度は次第に強くなり(第一サブ区間=ネズミ類以外が優勢)、その後、各グループの絶滅まで平衡となることがわかった(第二サブ区間=ネズミ類が優勢)。これに同位体的な食性変化を加えると、系統的な近縁性や共存期間の長さに関わらず、共存を成立させるには、優勢グループも劣勢グループも食性を変化させる必要があることが示唆された。また第二区間の第二サブ区間では、全ての動物グループで炭素・酸素の同位体比が収束することから、共存期間初期は生物的な相互作用が強かったが、共存

期間後期では、環境因子によるフィルタリングが生物的な相互作用を上回っていたことが示唆され、最終的に系統的に最も遠いグループが最も長く共存する結果となった。生物的な相互作用による競争の排除と解釈されるイベントであっても、環境因子が加わることで、競争的排除が促されることが明らかとなった。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

##### [雑誌論文](計 1 件)

Kimura, Y., L. J. Flynn, L. L. Jacobs (in press) Early late Miocene murine rodents from the upper part of the Nagri Formation, Siwalik Group, Pakistan, with a new fossil calibration point for the Tribe Apodemurini (Apodemus/Tokudaia). Fossil Imprint. 査読有。

##### [学会発表](計 6 件)

Kimura, Y., E. Lindsay, L. L. Jacobs, L. J. Flynn, 2017. Isotopic dietary evolution linking with lineage evolution and interspecific competitions in small mammals, using Miocene rodents as a case study. JpGU-AGU Joint Meeting 2017, Makuhari Messe (Chiba). 20 May 2017. (口頭発表)

木村由莉. 2017. 地球化学分析による化石哺乳類の進化生態学へのチャレンジ. 日本古生物学会第 166 回例会, 早稲田大学 (東京). 2017 年 1 月 27 日 (口頭発表, 招待講演)

Kimura, Y., E. Lindsay, L. L. Jacobs, L. J. Flynn, 2016. Isotopic dietary response to interspecific competition between murine and cricetid rodents in the Early Miocene of Pakistan. Society of Vertebrate Paleontology (Utah, USA). 29 October 2016. (ポスター発表, 査読有)

Aghova T, D. Gauthier, L. Granjon, Y. Kimura, J. Bryja, G. Kergoat, 2016. Integrative phylogeography of rodents from Sudanian savanna. 15th Rodens et Spatium. International Conference on Rodent Biology (Olomouc, Czech Republic). 25-29 July 2016. (ポスター発表)

木村由莉. 2016. 種間競争が担う食性進化への役割. 2016 年日本古生物学会年会, 福井県立大学 (福井). 2016 年 6 月 25 日 (ポスター発表)

Kimura Y., M. M. McDonough, M. T. Hawkins, L. L. Jacobs, L. J. Flynn, Y. Tomida, 2015. Enhanced fossil calibration points for molecular clocks of muroid rodents. Society of Vertebrate Paleontology (Texas, USA), 14 October 2015. (ポスター発表, 査読有)

##### [図書](計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況（計 0件）

取得状況（計 0件）

〔その他〕

一般向けの普及講座「古脊椎動物研究法講座」を国立科学博物館にて開講（3日間）.

## 6. 研究組織

### (1)研究代表者

木村 由莉（KIMURA, Yuri）

国立科学博物館 地学研究部 研究員

研究者番号：50759446

### (2)研究分担者

なし（ ）

研究者番号：

### (3)連携研究者

なし（ ）

研究者番号：

### (4)研究協力者

新井 嘉則（ARAI, Yoshinori）

Thure Cerling（CERLING, Thure）