

令和 2 年 5 月 29 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K14411

研究課題名(和文) 哺乳類の咀嚼運動様式の進化をさぐる：歯の微細摂食痕の三次元解析

研究課題名(英文) The evolution of mammalian jaw mastication: applying the dental microwear texture analysis

研究代表者

久保 泰 (Kubo, Tai)

東京大学・総合研究博物館・特別研究員

研究者番号：40719473

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では摂食時に歯に残された微細な凸凹の三次元表面形状の解析(歯牙マイクロウェア三次元形状解析)により哺乳類の顎運動および食性の進化の解明を目指した。食性が既知の現生草食哺乳類の解析により、食物中のイネ科の割合とマイクロウェアの傷の深さに有意な相関がある事を明らかにした。さらに三畳紀後期の哺乳類の祖先に近縁なキノドン類のエクサエレットドンの歯化石のマイクロウェア三次元形状解析により、線状の傷が前後方向に卓越し、顎運動は前後方向で会った事を明らかにした。本研究で歯牙マイクロウェア三次元形状解析が食性を反映する事、さらに二億年以上も前の化石にも適用可能な事を示す事ができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物の食性はその生物と周囲の環境との関係やその生物の食物網中での位置を知る上で不可欠である。本研究では摂食時の歯の微細な傷から、その生物の食性や顎運動の復元を目指した。研究を通じて草食動物の食物中のイネ科の割合が歯の微細な傷から推定可能な事が示された。これは絶滅種の食性や生息環境が歯化石から推定可能になる事を意味している。また二億年以上前の最古の恐竜と共存していた生物の歯化石にも摂食時の傷が残されている事も明らかになった。この成果は最古の哺乳類やその近縁種に本手法を適用する事で、哺乳類特有の咀嚼様式の進化の詳細を明らかにできる事を示している。

研究成果の概要(英文)：This project aimed to reveal the evolution of mammalian mastication by analyzing three-dimensional surface morphology of dental microwear left by food-tooth and tooth-tooth contacts, the method known as dental microwear texture analysis (DMTA). We first analyzed extant mammals with a known diet and found the depth of dental microwear correlate with percent of graminoids in their diet. We also applied DMTA to Triassic Cynodon, Exaeretodon argentinus, and found their scratches are aligned in an anteroposterior direction reflecting the direction of their jaw movement. Our project confirmed that dental microwear reflects diet and DMTA can be applied to fossils that are more than 200 million years old.

研究分野：古生物

キーワード：食性 マイクロウェア 三次元形状解析 歯牙

1. 研究開始当初の背景

研究の学術的背景

近年、絶滅生物の咀嚼運動および食性の復元手法として、摂食時に歯の咬耗面につく微細な傷（マイクロウェア）の研究が盛んになりつつある。近年は、共焦点レーザー顕微鏡による三次元解析が、観察者間誤差を排除した客観的かつ定量的な手法として注目を浴びている。これはマイクロウェア表面の凹凸の三次元座標から、凹凸の高低や面積、体積、角度などに基づく表面粗さを算出し、マイクロウェアの定量的指標とする手法である。

哺乳類の祖先および初期の哺乳類における顎の動きの進化は、古くから研究されてきた。単純な蝶番状の動きだったペルム紀の盤竜類から派生的なキノドン類で前後方向の顎の動きが加わり、哺乳類に近縁なトリテロドン類では顎の動きが横方向に変わり、左右の片側ずつ咬合を行なうようになったと考えられている。横方向の顎の動きは、上下の対応する歯の歯冠の精密な咬合を可能にし、歯の欠落が起きない現在の哺乳類に見られる二生歯性の進化を促した。

しかし、三畳紀以前の哺乳類の近縁種および初期哺乳類のマイクロウェアの研究は、研究開始時にほとんどなかった。また本研究開始時の申請者らの現生イノシシの予察的な解析ではマイクロウェアの深さと咬合力に関連がある可能性が見出されていたが、マイクロウェアと咬合力についてはナマケモノ等の研究で関係が指摘されていた一方で、マイクロウェアは食性のみを反映し、咬合力は影響しないという説もあった。

2. 研究の目的

三畳紀のキノドン類の歯化石に保存されたマイクロウェアから顎運動の復元を行ない、哺乳類に至る顎運動の進化を明らかにしたい。さらに、食性が既知の多数の現生哺乳類のマイクロウェア表面の三次元性状を解析し、食性と定量的な値として表面粗さの指標との間に相関があるのかどうかについて調べる。また咬合力がマイクロウェアに影響しないのかについても検討する。

3. 研究の方法

(1) マイクロウェアの採取

国内外の中生代脊椎動物化石を所蔵する研究機関で歯化石の咬耗面のマイクロウェアの高精度の印象を採取した。上下の顎が噛みあった状態の化石からは咬耗面のマイクロウェアの印象は取れないが、その場合は咬耗面外のマイクロウェアの印象を採取した。海外では中国の古脊椎古人類研究所、および浙江自然博物館で採取を行い、国内では国立科学博物館、福井県立恐竜博物館、早稲田大学等で採取を行った。

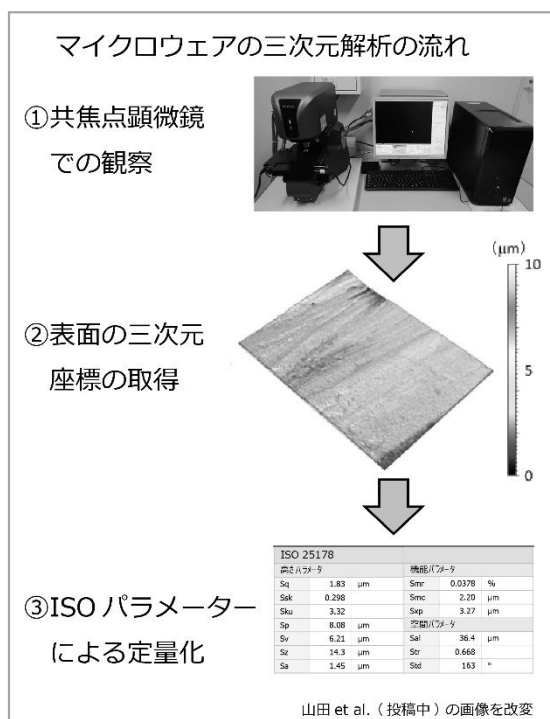
食性と三次元表面性状との関係を調べるために、現生哺乳類の多様な食性の種のマイクロウェアを採取した。食性が既知の個体あるいは集団を中心にイノシシ、ニホンジカ、ニホンカモシカを調べた。標本は主に申請者が所属する東京大学総合研究博物館および国立科学博物館の現生哺乳類の標本を利用した。また三畳紀板歯類との比較のために底生生物を捕食する現生サメのマイクロウェアを沖縄美ら島財団が保有する標本から、さらに海草を食べるジュゴンや慢ティーのマイクロウェアを国立科学博物館の標本から採取した。

(2) マイクロウェアの観察と顎の動きの復元および表面粗さパラメーターの計算

マイクロウェアが保存されている歯型については、東京大学新領域創成科学研究科の久保麦野助教が管理する共焦点レーザー顕微鏡 VK-9700 を用いてマイクロウェアの表面性状の3Dデータを取得した。得られたレーザー画像から傷の向きを確認し、顎の動いた方向を三次元的に復元した。さらに表面性状の3Dデータから、表面粗さの定量的な指標である ISO25178 のパラメーターを表面性状解析ソフトウェア Mountain7 (Digital Surf 社) を用いて計算し、マイクロウェアの表面性状の高さや面積、体積、形態に関連する 30 の ISO25178 パラメーターを取得した。

(3) 食性の復元および咬合力の推定

現生哺乳類から得られた ISO25178 のパラメーターを既知の食性データと比較し、相関の有無を検討した。また、顎の歯列が残る保存の良い化石から得られたマイクロウェアについては歯の位置と ISO25178 パラメーターの関係を



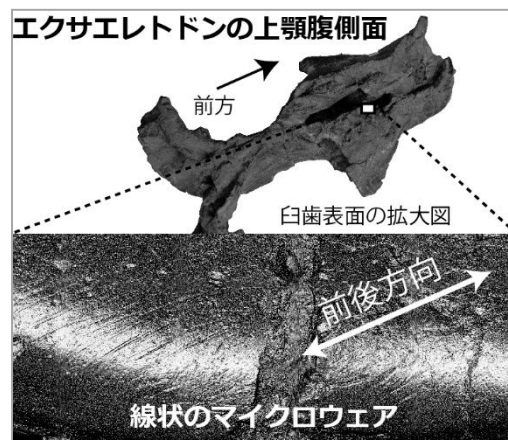
検討し、例えば咬合力等の歯の位置と関係する値が ISO パラメーターと関係しているかについて調べた。

#### 4. 研究成果

##### (1) キノドン類の顎運動様式

三疊紀後期のキノドン類のエクサエレトドンのマイクロウェアの三次元データの解析を行った。エクサエレトドンはアルゼンチンのイスキグアラスト層から産出し、最古の恐竜と共産する事で知られている。犬歯と複雑な形の頬歯を持ち、植物を食べていたと考えられている。2 個体からそれぞれ上顎の頬歯 1 本ずつ、もう 1 個体下顎の頬歯 2 本の計 3 個体 4 本の歯を解析した。いずれの歯でも線状の傷が前後方向に卓越し、側方方向に傷はなかった。これらの事からエクサエレトドンの顎運動は前後方向であった事が明らかになった。また一部の線状の傷は幅が  $10\mu\text{m}$  に達し、同サイズの現生動物のマイクロウェアに比べて圧倒的に太かった。しかし、このような太さの違いが何故生まれるのかについては明らかにはできなかった。この成果は 2017 年にオープンアクセスの PLOS ONE 誌で発表した

( [doi.org/10.1371/journal.pone.0188023](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188023) )



##### (2) 現生哺乳類の三次元マイクロウェア形状と食性の関連解明

・主にイノシシ、ニホンジカ、ニホンカモシカについての解析を行った。

イノシシについては野生個体と飼育個体について解析を行い違いがあるかどうかについて検討した。残念ながら、飼育の有無による明瞭な違いは見られなかったが、亜種間では違いがあった (リュウキュウイノシシ vs ニホンイノシシ)。使用した個体あるいは集団の細かい食性の記録が無かったため、なぜ飼育の影響がマイクロウェアに出ないのか、亜種間の違いが何に由来するのかについて定量的な議論を行う事はできなかった。本研究の成果は 2018 年にオープンアクセスの PLOS ONE 誌で発表した ( [doi.org/10.1371/journal.pone.0204719](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719) )。

シカについては摂食物中のイネ科割合が既知のニホンジカ集団で三次元マイクロウェア形状と食性を比較した。その結果、傷の深さを表すパラメーター (Sk 等) がイネ科割合と有意な相関を示す事が確認された。本研究の予察的な成果は、Biosurface and Biotribology 誌および化石誌に発表し、より詳細な検討を重ねた結果は 2020 年度中にも論文発表する見込みである。

ニホンカモシカについては胃内容物が既知の複数個体について三次元マイクロウェア形状を調べ、ニホンジカ集団間での解析と同様に深さパラメーターが胃内容物中のイネ科割合と相関する事を確かめた。本研究の成果は国際学会で発表し、現在は投稿論文を準備中である。

##### (3) マイクロウェアと咬合力との関係

現在、歯列の残った顎化石から前後の一連の歯で取れたマイクロウェアの三次元形状を調べている。これまでの予察的な解析では前方の歯では傷が浅く、顎関節に近い後方の歯では傷が深いという傾向が見られている。今後も多数の個体や種での検討を重ねる必要はあるが、この結果はテコ比で考えた場合に強い咬合力のある歯ではマイクロウェアが深く、咬合力の小さな歯ではマイクロウェアが浅い事を示している可能性がある。これまで絶滅生物の咬合力の推定は生物力学的な手法で行われてきており、実際の証拠に基づく推定は例えば植物食恐竜の骨に残された歯の傷の深さを扱うものなどしかなかった。マイクロウェアが何らかの形で咬合力を反映しているのであれば、多くの絶滅生物に適用可能な初の咬合力推定ツールになる可能性を秘めている。現生動物の研究でも実際に測った咬合力と生物力学的手法による咬合力推定には大きな誤差がある事が知られており、クロスチェックの意味での咬合力推定手法が求められている。残念ながら本研究費採択期間中に咬合力とマイクロウェアに関する新たな知見を提供する事はかなわなかったが、今後も研究を推進し、果たしてマイクロウェアが咬合力の復元ツールになりうるのかを調べていきたいと考えている。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計11件（うち査読付論文 11件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 5件）

1. 著者名 Yamada Eisuke, Kubo Mugino O., Kubo Tai, Kohno Naoki	4. 巻 13
2. 論文標題 Three-dimensional tooth surface texture analysis on stall-fed and wild boars ( <i>Sus scrofa</i> )	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0204719
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719">https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204719</a>	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 -
1. 著者名 Kubo Tai, Sakamoto Manabu, Meade Andrew, Venditti Chris	4. 巻 116
2. 論文標題 Transitions between foot postures are associated with elevated rates of body size evolution in mammals	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 2618 ~ 2623
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1073/pnas.1814329116">https://doi.org/10.1073/pnas.1814329116</a>	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 Iijima Masaya, Kubo Tai	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Comparative morphology of presacral vertebrae in extant crocodylians: taxonomic, functional and ecological implications	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Zoological Journal of the Linnean Society	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zly096">https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zly096</a>	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 Tai Kubo	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Biogeographical Network Analysis of Cretaceous Terrestrial Tetrapods: A Phylogeny-Based Approach	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Systematic Biology	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1093/sysbio/syz024">https://doi.org/10.1093/sysbio/syz024</a>	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 Kubo Tai, Yamada Eisuke, Kubo Mugino O.	4. 巻 12
2. 論文標題 Masticatory jaw movement of <i>Exaeretodon argentinus</i> (Therapsida: Cynodontia) inferred from its dental microwear	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0188023
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188023">https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188023</a>	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 -

1. 著者名 Kubo Tai, Shibata Masateru, Naksri Wilailuck, Jintasakul Pratueng, Azuma Yoichi	4. 巻 82
2. 論文標題 The earliest record of Asian Eusuchia from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of northeastern Thailand	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Cretaceous research	6. 最初と最後の頁 21 ~ 28
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.05.021">https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.05.021</a>	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 Iijima Masaya, Kubo Tai, Kobayashi Yoshitsugu	4. 巻 5
2. 論文標題 Comparative limb proportions reveal differential locomotor morphofunctions of alligatoroids and crocodyloids	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 171774 ~ 171774
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1098/rsos.171774">https://doi.org/10.1098/rsos.171774</a>	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 -

1. 著者名 Kubo Mugino O., Yamada Eisuke, Kubo Tai, Kohno Naoki	4. 巻 3
2. 論文標題 Dental microwear texture analysis of extant sika deer with considerations on inter-microscope variability and surface preparation protocols	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Biosurface and Biotribology	6. 最初と最後の頁 155 ~ 165
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.11.006">https://doi.org/10.1016/j.bsbt.2017.11.006</a>	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 -

1. 著者名 山田英佑、久保麦野、久保泰、甲能直樹	4. 巻 102
2. 論文標題 歯のマイクロウェアに基づく採食生態推定法の進展と三次元マイクロウェア形状測定	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 化石	6. 最初と最後の頁 73～85
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 Kubo Tai	4. 巻 82
2. 論文標題 Biogeographical network analysis of Cretaceous Australian dinosaurs	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Gondwana Research	6. 最初と最後の頁 39～47
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1016/j.gr.2019.12.012">https://doi.org/10.1016/j.gr.2019.12.012</a>	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 Iijima M., Kubo T.	4. 巻 309
2. 論文標題 Allometric growth of limb and body proportions in crocodylians	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Zoology	6. 最初と最後の頁 200～211
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) <a href="https://doi.org/10.1111/jzo.12714">https://doi.org/10.1111/jzo.12714</a>	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 -

〔学会発表〕 計12件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 久保 泰
2. 発表標題 白亜紀陸棲脊椎動物の生物地理のネットワーク解析.
3. 学会等名 日本進化学会第20回大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 久保 泰
2. 発表標題 足跡化石から推定されるペルム紀 三疊紀における陸生四肢動物の姿勢の進化
3. 学会等名 第39回バイオメカニズム学術講演会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 久保 泰
2. 発表標題 系統図から生物地理ネットワークを構築する新手法：白亜紀の陸棲四肢動物への適用
3. 学会等名 日本古生物学会第168回例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yamada, E., Kubo, M.O., Kubo, T., and Kohno, N
2. 発表標題 Three dimensional microwear analysis with ISO surface roughness parameters for exploring the domesticated pig in the past
3. 学会等名 77th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 久保 泰
2. 発表標題 体サイズと足形態の関係：小さな恐竜がいない理由
3. 学会等名 第七回Tokyo Vertebrate Morphological Meeting
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 高津翔平、河部壮一郎、久保貴志、西谷徹、久保泰、宮田和周、園田哲平、服部創紀、酒井佑輔、松本正樹、東洋一
2. 発表標題 岐阜県大白川地域の下部白亜系手取層群より産出した脊椎動物化石（予報）
3. 学会等名 日本古生物学会第167回例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Kubo Mugino O., Yamada Eisuke, Kubo Tai, Kohno Naoki
2. 発表標題 Dental microwear texture analysis of extant sika deer with considerations on inter-microscope variability and surface preparation protocols
3. 学会等名 Workshop on dental biotribology (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Kubo T., Kubo, M.O. and Tomita, T.
2. 発表標題 Dental microwear texture analyses of placodontids (Diapsida: Sauropterygia).
3. 学会等名 The 12 th International Congress of Vertebrate Morphology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kubo, M.O., Aiba, K., Yamada, E. and Kubo, T.
2. 発表標題 Relationship between stomach contents and dental microwear texture of extant wild ruminants in japan.
3. 学会等名 The 12 th International Congress of Vertebrate Morphology (国際学会)
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 Kubo T.
2. 発表標題 Biogeographical network analysis of cretaceous non-avian dinosaurs and biogeographical connections of Australia to other continents.
3. 学会等名 79 th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kubo T. and Kubo, M.O.
2. 発表標題 Dental Microwear Texture Analyses of Extant Ruminants and Triassic Tetrapods.
3. 学会等名 1st Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 久保 泰
2. 発表標題 系統比較法で探る四肢動物の歩行様式の進化：古生物学の視点の重要性。
3. 学会等名 日本古生物学会169回例会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

哺乳類の体重の進化には歩行様式（足の着き方）が関係していた  
[https://www.u-tokyo.ac.jp/focus/ja/articles/z0508\\_00083.html](https://www.u-tokyo.ac.jp/focus/ja/articles/z0508_00083.html)

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
--	---------------------------	-----------------------	----