

令和 4 年 6 月 28 日現在

機関番号：35302

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K04060

研究課題名(和文) 哺乳類の島嶼小型化の生態学的メカニズムとプロセスの解明：古生物学と生態学の融合

研究課題名(英文) Unveiling the process and mechanism of insular dwarfism in large mammals

研究代表者

林 昭次 (Hayashi, Shoji)

岡山理科大学・生物地球学部・講師

研究者番号：60708139

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：島嶼環境に生息する動物の体サイズの変化がどのような成長過程の変化で起こり、どのような環境・生態要因と関連するかは明らかでない。本研究では日本の様々な現生・絶滅シカ類を材料とし、成長様式や人口学的特性を骨標本から解明するとともに、これらがどのような島嶼の生息地環境や隔離年代と関連しているかを解析することで、島嶼棲陸上哺乳類の小型化メカニズム・プロセスの解明を目指した。その結果、島面積が小さく、大陸やメインランドから長い間隔離された個体群で、成長速度・繁殖時期の遅延が観察できた。従って、生息地の大きさ・隔離期間が陸生哺乳類の生理機能の変化に大きく影響していることが本研究によって明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は日本の様々なシカ類の生態を比較することで、哺乳類の島嶼化の背景にある生態学的なメカニズムとプロセスについての新たな知見を発見することができた(学術的意義)。また、シカ類の生態解明を行った本研究は、増えすぎた現生シカ類が引き起こしている様々な被害(生態系・農作物・人の生活環境)の抑制をするための基礎研究ともなると考えられる(社会的意義)。

研究成果の概要(英文)：Dwarfism in large mammals on islands is a well-known phenomenon. However, the process involved remains unclear because of the difficulty in comparing animals under controlled factors in natural environment. Here, we examined the life history of cervids isolated for different periods on Japanese islands of various sizes. We detected a transitional change in the life histories of deer from mainland to insular populations; deer on the smaller island exhibited a slower growth rate and a more shrunken body size. Two fossil dwarf deer on an island exhibited even slower body growth and live for a surprisingly long time given their small body size, implying that they may have shifted their life history toward a K-strategy in stable but resource-limited insular environments without predators. These results show how large mammals adapt to island environments by modifying their life histories.

研究分野：古生物学

キーワード：シカ類 骨組織学 生活史 島嶼化 小型化 哺乳類 古生物学 生態学

1. 研究開始当初の背景

島嶼環境で大型哺乳類は小型化するという「島のルール」(Foster 1964, *Nature*)が有名だが、島嶼集団は体サイズに限らず様々な形質が変化することが知られている。こうした島嶼化の研究は絶滅種を対象とした古生物学でも進められ、代表的なものとして絶滅ウシ科 (*Myotragus balearicus*)に関する一連の研究がある。*M. balearicus* は約 570 万年前に当時陸続きであった地中海のバレアレス諸島に進入後、海水準の上昇により孤立した。体サイズの小型化のみならず、行動様式、頭蓋形態、代謝機構、生活史特性などが変化し(e.g., Bover & Alcover 1999, *Biol. J. Linn. Soc*)、島嶼小型化のモデルケースとされている。こうした形質変化は、捕食者の不在により高密度化し、利用可能な餌資源量が制限され生じたと考えられているが、島嶼環境に生息する陸上哺乳類すべてに上述した変化が起こるわけではなく(Kolb et al. 2015, *PeerJ*)、それらの変化の有無を分ける要因については明らかではない。哺乳類の島嶼進化を明らかにする上で、面積や環境、隔離年代が異なる複数の島に生息するような同一種や近縁種を比較することができれば、島嶼化の背景にある環境要因や生理学的応答について解明することが可能である。そこで本研究では日本の様々なシカ類の生態を比較することで「哺乳類の島嶼化の背景にはいかなる生態学的なメカニズムとプロセスが存在するのか」を解明することを試みた。

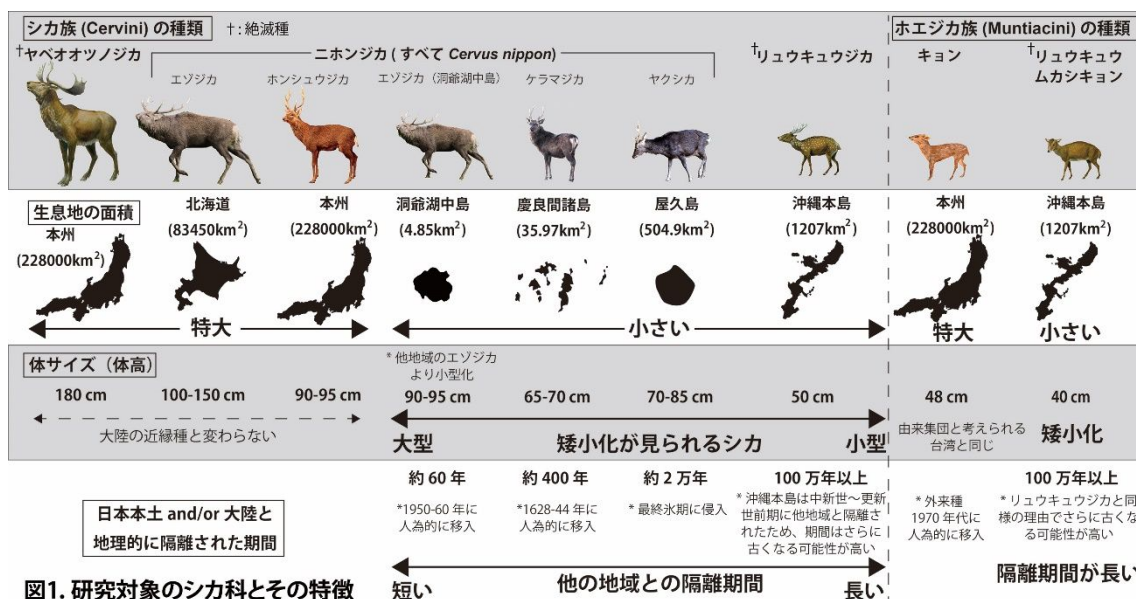


図1. 研究対象のシカ科とその特徴

*日本のシカ類は生息している島の大きさ・その隔離期間によって、同種・近縁種でも体サイズが異なる。

2. 研究の目的

日本列島の様々な現生・絶滅シカ類を材料とし(図1)、成長様式や人口学的特性を骨標本から解明するとともに、これらがどのような島嶼の生息地環境や隔離年代と関連しているかを解析することで、島嶼棲大型陸上哺乳類の小型化メカニズムの解明を目指した。

3. 研究の方法

次の手順で研究を行った： 現生種の年齢を切歯の歯根に保存されているセメント年輪および歯牙の萌出・交換状態から年齢査定する(大泰司 1980, 考古学と自然科学)。絶滅種は研究に利用できる標本が四肢骨しかないため、現生種で四肢骨(大腿骨・脛骨)の薄片を作成し、骨組織中の成長停止線(LAG)の本数が求められた年齢データと合致するか確認する。成長に伴う髓腔の拡大でLAGの一部が消失していた場合はCooper et al. (2008, *Proc. R. Soc. B*)の手法に基づきLAGの総本数を復元する。絶滅種の四肢骨の薄片を作成し、LAGの数からと

同じ方法で年齢査定を行う。LAGはその時点での骨の外径に一致しているため、LAGにおける骨の径を計測すれば、径と体重の関係式からLAG形成時点での体重を推定できる。現生偶蹄類で求められている骨の径 - 体重の回帰式(Scott 1990, *Body size in mammalian palaeobiology*)から、薄片を作製した各標本について、LAGでの体重を推定する。年齢と推定体重から成長曲線を作成し、それぞれの分類群の成長様式を復元・比較する。Caughley (1977, *Analysis of vertebrate populations*)の手法に基づき、年齢データから生存曲線を作成し、島嶼性シカ類の生活史を考察する。CT スキャナーで進化速度を評価しやすいと考えられている内耳骨の観察を行い、島嶼化した偶蹄類で進化速度が変化するか観察する。最後に生息地環境や生態データ・先行研究から、の結果が生息面積、植性、地理的隔離の期間、捕食圧、系統のどの要因に強く影響を受けているかを考察し、島嶼性シカ類の小型化の要因・適応進化を解明した。

4. 研究成果

本研究の結果、以下の新たな新知見を得ることができた：

< 1. 四肢骨を用いた年齢査定手法の確立 >

現生ニホンジカのほとんどの個体において、四肢骨中に形成されるLAGの数が、実年齢もしくは歯から推定された年齢と一致した。従って、シカ類の年齢査定は四肢骨からも可能であり、今後は四肢骨を用いて現生・化石種の生態調査が可能となることが明らかとなった。

< 2. 骨組織の多様性 >

四肢骨内部の骨組織観察の結果、本州・北海道のシカ類は大陸種と変わらず(Calderon et al. 2019, *J. Anat*)、最内層のLAG間の間隔が広く、成長が速い哺乳類の骨で形成される組織(fibro-lamellar bone)が観察された。一方、沖縄の絶滅種リュウキュウジカ・ムカシキョンは、幼体であっても、最内層のLAGの間隔が狭く、爬虫類などの骨の成長速度が遅い動物に形成されるparallel-fibered boneが観察された。成長に伴って、骨の再吸収・構築であるリモデリングが増加するが、一般的な大型哺乳類とは異なり、成体の骨であっても完全にリモデリングはされていない。最も大きな成体では、成長に伴う、髄腔の拡大とリモデリングによって、幼体からの骨組織がすべて保存されていないにも関わらず、リュウキュウジカにおいては少なくとも12本ものLAGの発達認められた。多数のLAGの発達はリュウキュウジカ・ムカシキョンが長寿であったことを示唆し、歯の摩耗に基づく年齢査定の先行研究(Kubo et al. 2011, *Anthropological Science*)とも整合的である。ヤクシカ・ケラマジカに関しては、本州・北海道に生息するシカ類と沖縄の絶滅シカ類の骨組織に見られる中間的な特徴を示し、fibro-lamellar boneとparallel-fibered boneが混在し、LAGの間隔も本州・北海道のシカ類よりも密になって発達する傾向にあった(図2)。これらの結果から同種もしくは近縁種のシカ類であっても生息している環境によって骨成長の速度に変化・多様化が起こることが明らかとなった。

< 3. 隔離期間・生息地の面積に伴う成長様式の変化 >

観察したそれぞれの個体における推定年齢・体重から成長曲線を作成し、生息地・隔離期間の異なるシカ(種あるいは個体群)ごとの成長様式の復元・比較を行った。その結果、本州・北海道の個体群と比べて、島の面積が小さく大陸や本州・北海道との隔離期間が長いシカ類のほうが成長速度や繁殖時期が遅くなっていることが明らかになった。特にリュウキュウジカ・ムカシキョンは他の近縁種に比べて、極端に成長速度が遅く、繁殖時期も他のシカ類に比べて遅くなっている可能性が高いことが示唆された。この結果は骨組織観察の結果とも整合的である。生存曲線を作成したところ、ホンシュウジカ・エゾジカは初期死亡率が高いr戦略型の生存曲線を示すのに対して、リュウキュウジカ・ムカシキョンは老齢個体まで死亡率が低下しない

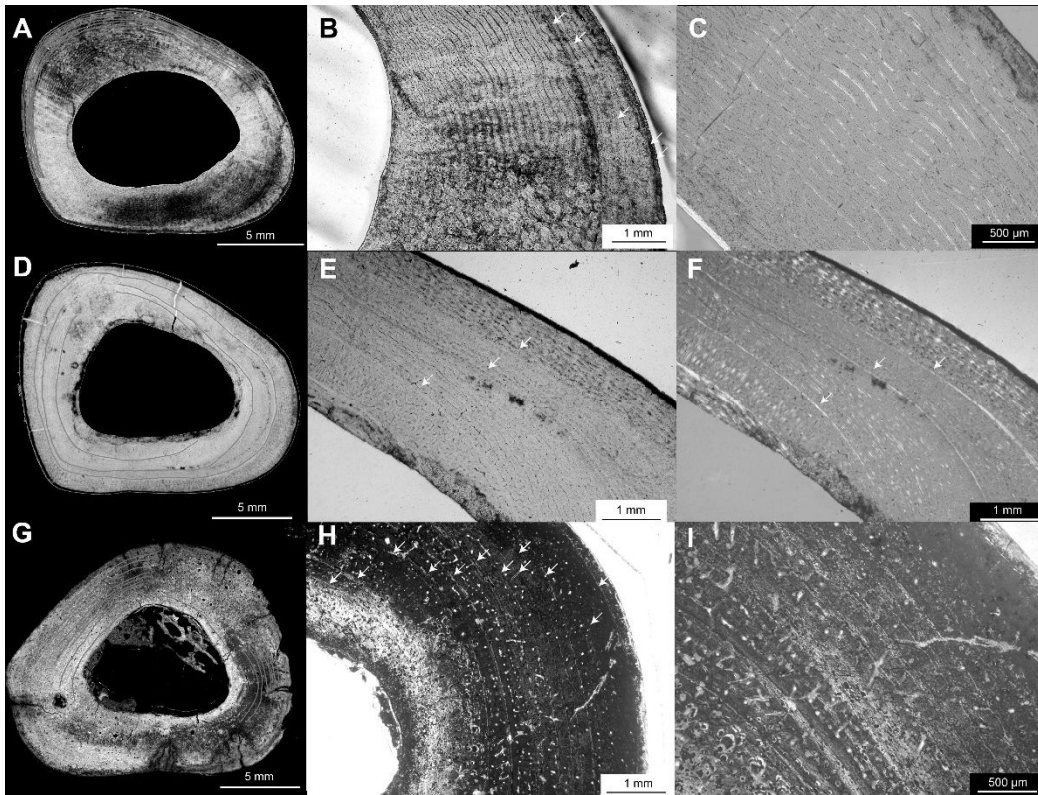


図2 . シカ類の骨組織（脛骨）

ホンシュウジカ (A-C)、ヤクシカ (D-F)、リュウキュウジカ(G-I)。骨幹部の断面(A, D, G)。皮質骨の顕微鏡写真オープンニコル(B, E, H)、クロスニコル(C, F, I)。灰色の線(A, D, G)ならびに矢印(B, G, E, F, H, I)はLAGを示す。

K戦略型の生存曲線へと変化していた。以上の結果から、捕食者のいない島嶼環境下に生息していたリュウキュウジカ・ムカシキョンは、成長が遅いが、死亡率も低いために長寿命を達成していた可能性がある。その背景には、捕食者に対抗するために急激に大型化する必要がないことや、あるいは高密度下で栄養摂取が制限されていたなどの要因があったかもしれない。またケラマジカやヤクシカは成長・生存曲線ともには本州・北海道のシカ類とリュウキュウジカ・ムカシキョンの中間段階を示した。従って、これらの個体群は島嶼環境に適応するため遅い成長様式へと変化している最中である可能性が考えられる。ケラマジカが約400年前に九州から人為移入されたニホンジカの個体群であることを考えると、島嶼環境下における生態学的な変化は数百年単位の短期間で起こる可能性が高い。

< 4 . 内耳骨の変化 >

島嶼化した偶蹄類で進化速度が変化するかどうかを検討するため、化石種との比較が可能な内耳の三半規管・蝸牛形態の比較を実施した。CT スキャンにより、リュウキュウジカ、リュウキュウムカシキョン、ニホンジカの内耳を撮影し、国際共同研究グループが収集した世界の現生・化石偶蹄類の内耳形態と3次元モルフォメトリーにより比較を行った。その結果、島嶼の偶蹄類で進化速度が速くなっていることが明らかとなった。

以上の結果のように、島面積が小さく、大陸やメインランドから長い間隔離されたシカ個体群で、成長速度・繁殖時期の遅延が観察できた。従って、生息地の大きさ・隔離期間が陸生哺乳類の生理機能の変化に大きく影響していることが本研究によって明らかになった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 6件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Takeshita Kazutaka M., Kubo Mugino O., Ueno Mayumi, Ishizaki Mari, Takahashi Hiroshi, Yoshida Tsuyoshi, Igota Hiromasa, Ikeda Takashi, Kaji Koichi	4. 巻 46
2. 論文標題 Comparison of Age-at-Death Patterns in the Irruption and Post-Population-Crash Phases of an Introduced Sika Deer (<i>Cervus nippon</i>) Population	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Mammal Study	6. 最初と最後の頁 77-84
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3106/ms2020-0009	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 Mugino Ozaki, Fujita Masaki	4. 巻 562
2. 論文標題 Diets of Pleistocene insular dwarf deer revealed by dental microwear texture analysis	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology	6. 最初と最後の頁 110098 ~ 110098
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.palaeo.2020.110098	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 Mugino O.	4. 巻 なし
2. 論文標題 Ecological and Evolutionary Response of Sika Deer Morphology to Varying Habitat Environments: From Body Size to Tooth Wear	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Sika Deer: Life History Plasticity and Management. Ecological Research Monographs	6. 最初と最後の頁 83 ~ 97
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/978-981-16-9554-4_6	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 Itamiya Hiromi, Kubo Mugino O., Sugita Ritsuko, Sugai Toshihiko	4. 巻 153
2. 論文標題 New method of structural analysis and measurement of V-shaped percussion cracks in quartz sands surface by confocal laser scanning microscope (CLSM)	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Micron	6. 最初と最後の頁 103174 ~ 103174
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.micron.2021.103174	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 Aiba Konoka, Miura Shingo, Kubo Mugino O.	4. 巻 44
2. 論文標題 Dental Microwear Texture Analysis in Two Ruminants, Japanese Serow (<i>Capricornis crispus</i>) and Sika Deer (<i>Cervus nippon</i>), from Central Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Mammal Study	6. 最初と最後の頁 183 ~ 183
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3106/ms2018-0081	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 Towle Ian, MacIntosh Andrew J. J., Hirata Kazuha, Kubo Mugino O., Loch Carolina	4. 巻 178
2. 論文標題 Atypical tooth wear found in fossil hominins also present in a Japanese macaque population	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 American Journal of Biological Anthropology	6. 最初と最後の頁 171 ~ 181
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajpa.24500	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 林 昭次	4. 巻 64
2. 論文標題 哺乳類の島嶼小型化の生態学的メカニズムとプロセスの解明：日本のシカ類を例として	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 山陽学術文化財団リポート	6. 最初と最後の頁 11 ~ 15
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 無
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3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 皆木大生・林昭次・澤村寛・安藤達郎
2. 発表標題 成長に伴うPaleoparadoxiaの骨内部構造の変化
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 M.O. Kubo, M. Fujita
2. 発表標題 Dietary reconstruction of Pleistocene deer <i>Cervus astylodon</i> using dental microwear texture analysis
3. 学会等名 Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 柳田優樹・中島保寿・亀崎直樹・林昭次
2. 発表標題 成長パターンの異なる羊膜類動物間にみられる骨小腔の傾向について
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
研究分担者	久保 麦野 (Mugino Kubo) (10582760)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・講師 (12601)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
スイス	University of Zurich		