

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 9 月 25 日現在

機関番号：32689

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2015

課題番号：26800268

研究課題名(和文) 歯鯨類における左右対称な頭骨の収斂進化の謎を解く：内耳構造からのアプローチ

研究課題名(英文) To resolve mystery of convergent evolution of secondary symmetrical skull in Odontoceti: using structures of the inner ear

研究代表者

村上 瑞季 (Murakami, Mizuki)

早稲田大学・教育・総合科学学術院・助手

研究者番号：70710614

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,400,000円

研究成果の概要(和文)：化石歯鯨類耳周骨のマイクロCTスキャンと可聴域の復元については、研究期間内に行うことができなかつたが、国内外の博物館に収蔵されている現生・化石歯鯨頭骨の左右非対称性について定量化を行った(16科37属53種)。その結果、以下のことが明らかとなった：正中線からの偏り具合と左右の骨のサイズの違いは必ずしも一致しない。ネズミイルカ科では、正中線からの偏りと右の前上顎骨の相対サイズが小さくなり、どちらの観点においても頭骨が二次的に左右対称に進化した。マイルカ科では他の分類群と比べて右の鼻骨が左の鼻骨に比べて有意に大きい。アカボウクジラ科ではアカボウクジラとハブスオウギハクジラの左右非対称性は強い。

研究成果の概要(英文)：Micro CT scanning of fossil odontocete periotics and reconstruction of the zone of audibility could not carry out several reasons. However, cranial asymmetry of both extant and extinct odontocetes in many museums are measured quantitatively (16 families, 37 genera, 53 species). As a result, examinations revealed following points: (1) deviation of bones from the sagittal line and size differences between left and right bones do not always show same trend; (2) from deviation of bones from the sagittal line and size differences between left and right bones, secondary cranial symmetry in Phocoenidae evolved; (3) to compare other odontocetes, right nasal of Delphinidae significantly is larger than its left nasal; (4) Ziphius and Mesoplodon carlhubbsi show strong cranial asymmetry in Ziphiidae.

研究分野：層位・古生物学

キーワード：ハクジラ類 頭骨の二次的な左右対称性の進化 内耳構造

1. 研究開始当初の背景

歯鯨類はコウモリとならんで超音波を発して餌・外敵・物体などを探る反響定位（エコーレーション；その際に発する超音波がクリック）を行うことが知られている。そのため**歯鯨類では一般的な脊椎動物と異なり、頭骨とそれに付随する筋肉・軟組織が左右非対称である**（e.g., Mead, 1975; Cranford et al., 1996）。これは超音波の強さを調整するためのリザーバーである軟組織やそれを動かす筋肉、超音波の反射板の役割として頭骨が左右非対称であると左右で聴く反響に時間差ができ、より反響定位に有効になるためである（e.g., Mead, 1975; Au, 1993; Aroyan, 2000）。化石に残る軟組織を示唆する形態から反響定位能力は歯鯨類の共有派生形質であると考えられている。

ところが、このように左右非対称な頭骨は歯鯨の生態にとってきわめて重要であるにもかかわらず、**歯鯨類の中には左右対称または弱い左右非対称性の頭骨を持つ分類群が独立して何度も現れる**。現生のこうした歯鯨は、筋肉や他の歯鯨類同様に軟組織の多くは左右非対称であるが、超音波を発する発音唇・背面粘液嚢複合体の背面粘液嚢が左右対称であるという特徴を持つ（Cranford et al., 1992, 1996）。これらの歯鯨は他の歯鯨類と違い、いずれも 100kHz よりも低い周波数のクリックは行わず、その周波数のピークは 130kHz 付近にある（NBHF, narrow-band high frequency clicks）。また、ホイッスルという仲間同士のコミュニケーション用の鳴音を失っている。彼らの捕食者であるシャチはホイッスルを聞き取ることができるが、NBHF クリックは周波数が高すぎて聞き取れない（Szymanski et al., 1999）。また、これらの左右対称な頭骨を持つ歯鯨類は、いずれも 2m 以下と小型で、大きな群れを作らず、捕食圧に弱い（Morisaka and Connor, 2007）。こうしたことから、**左右対称な頭骨は、ホイッスルの消失と NBHF クリックに関連づけられているとともに**（Cranford et al., 1996; Morisaka and Connor, 2007）、**それらは捕食圧を下げるための適応だと考えられている**（Madsen et al., 2005; Morisaka and Connor, 2007）。

Murakami et al. (2014) は、化石の小型歯鯨類にも何度も左右対称または弱い左右非対称性の頭骨を持つ分類群が現れること、それらの潜在的捕食者に NBHF クリックのような高周波数を聴くことができないものがあることから（Luo and Eastman, 1995）、**左右対称な頭骨を持つ化石種が現生種同様に、捕食圧を下げるために NBHF クリックを発し、またホイッスルを失っていたのではないか**という仮説を提唱した。

2. 研究の目的

歯鯨類は超音波を発して餌・外敵などを探る反響定位を行うことが知られている。そのため歯鯨類では他の脊椎動物と違い、頭骨とそれに付随する筋肉や軟組織が左右非対称である。ところが、歯鯨類の中には独立して何度も左右対称な頭骨を持つ分類群が現れる。これらの種類は、その捕食者であるシャチが聞き取れない高周波で反響定位を行うことから、頭骨の左右対称性は高周波の反響定位と関連し、捕食圧を下げるよう進化したと考えられている。本研究では、左右対称な頭骨を持つ化石種とその捕食者の耳周骨を CT スキャンし、3次元復元した内耳構造から受容可能な周波数を推定し、過去の生態系でも上記のような適応進化が起きていたか明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 頭骨の左右非対称性の定量化

左右対称な頭骨を持つ化石歯鯨類が、現生種同様に捕食圧を下げるため NBHF クリックを発しホイッスルを失っていたという仮説（Murakami et al., 2014）を検証するにあたり、まずは頭骨の左右非対称性について定量化し、左右対称種・左右非対称種に分ける必要がある。これは、Heyning (1989) が指摘しているように、既存の評価は主観に基づいていたり、測定方法に問題があるためである。歯鯨における頭骨の左右非対称性は、頭蓋後部における正中線が左に偏ること、頭骨を構成する左右両側の骨（前顎骨・上顎骨・鼻骨など）の大きさの違いという二点に表れる（Heyning, 1989）。

正中線からの頭骨要素のズレの定量化

吻部が水平になるように頭骨を固定し、真上から頭骨の写真を撮影する。次に、Adobe 社の Illustrator 上で正中線からの頭骨要素のズレを測定する。Ness (1967) のように、正中線からズレた角度を吻部から計測すると吻部の長さから角度の値が左右される。そのため、吻の基部の中心（mesorostral groove の中心）から大後頭孔の中心を通る線を基準とし、この基準線から左右への偏りを角度で評価する（図 1）。

頭骨を構成する左右両側の骨の大きさの

差違に関する定量化

と同じ写真を用い、物の基部より後方かつ背側に露出している骨について、左右の骨の長さ・大きさの違いを定量化する(図1; 前上顎骨の幅と鼻骨の面積の例)。大きさの違いの定量化については、Adobe社のIllustrator上で骨の輪郭をなぞり、モノクロに二値化した後にImageJで面積を測定する。

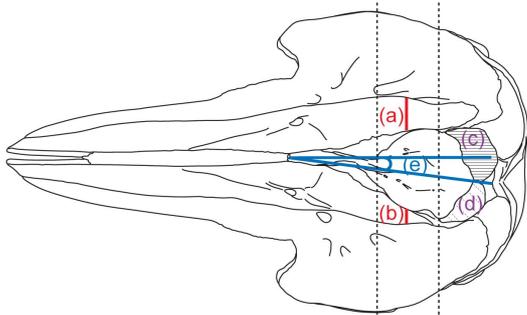


図1. 頭骨における左右非対称性の定量化のための計測。(a), 骨鼻孔中点における右前上顎骨の幅。(b), 同左前上顎骨の幅。(c), 右鼻骨の面積。(d), 左鼻骨の面積。(e), 頭骨要素の正中線からのズレ。

(2) 耳周骨のマイクロCTスキャンと3次元画像復元

現生種において、左右対称種・その対照となる左右非対称種・捕食者の耳周骨をマイクロCTでスキャンし、コンピューターソフトで内耳構造を3次元画像復元する。

上記で得られた現生種における内耳構造の各数値と、エコロケーション時のクリック周波数との関係を定式化する。

化石種においても左右対称種・その対照となる左右非対称種・それら潜在的捕食者の耳周骨をマイクロCTでスキャンし、コンピューターソフトで現生種同様に内耳構造を復元する。

上記で得られた化石種における内耳構造の各数値を現生種で得られた定式にあてはめ、エコロケーション時のクリック周波数を推定する。

4. 研究成果

歯鯨類頭骨の左右非対称性について定量化を行った。国立科学博物館・スミソニアン

自然史博物館・カルバート海洋博物館・カリフォルニア大学古生物学博物館・ロサンゼルス郡立自然史博物館・サンディエゴ市立自然史博物館の現生・化石歯鯨類標本(16科37属53種67標本)について検討した。その結果、左右の骨の正中線からの偏り具合(図2)や方向と左右の骨のサイズの違いは必ずしも一致しないことがわかった。しかしながら、ネズミイルカ科では基盤的な分類群から派生的な分類群に向かい、正中線の左への偏りと右の前上顎骨の相対サイズが小さくなり、どちらの観点においても頭骨が2次的に左右

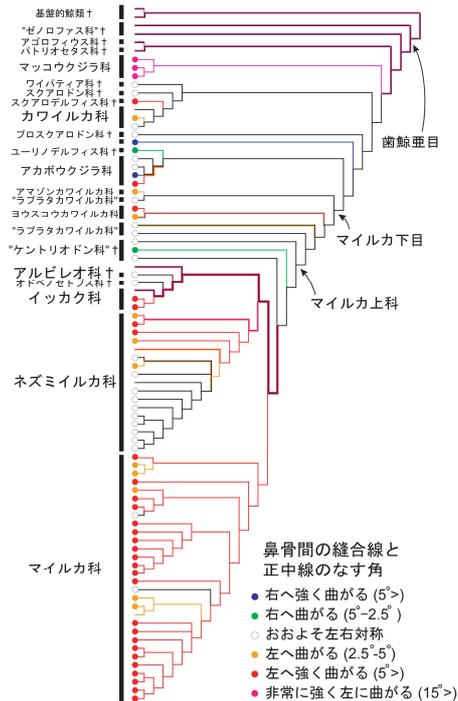


図2. 左鼻骨の正中線からのズレ

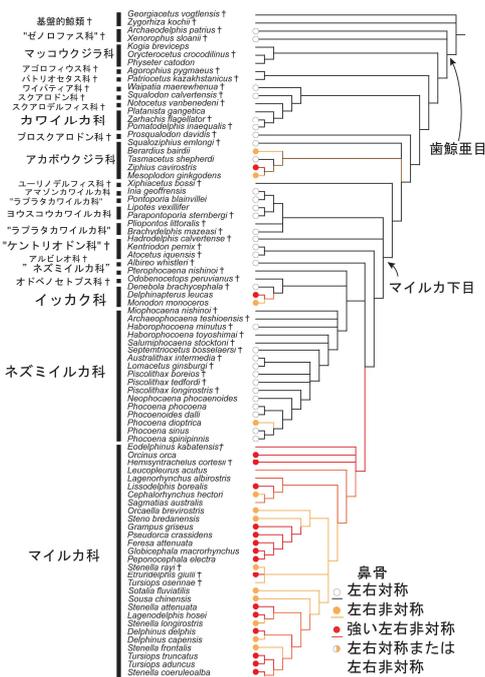


図3. 鼻骨の左右非対称性

対称に進化していくことが示された(図2) また、マイルカ科では他の分類群と比べて右の鼻骨が左の鼻骨に比べて有意に大きいことが示された。さらに、アカボウクジラ科の左右非対称性は比較的弱い傾向があるが、アカボウクジラとハップスオウギハクジラの左右非対称性は強いことが明らかとなった。

現生歯鯨類の頭骨の正中線からの偏りと鼻骨の大きさについては、2015年6月にまったく同じ手法の論文が出版された(Hirose et al., 2015)。したがって、本研究中には新規性が損なわれてしまったデータも多い。しかしながら、化石分類群を含んだより包括的な研究であること、属レベル・種レベルまで系統を追って進化傾向を見ているのが本研究の特色である。今後これらの点をアピールし、歯鯨類の系統ごとに頭骨の2次的な左右対称性がどのように進化してきたかをより詳細に明らかにし、論文としてまとめていく。

(2) 耳周骨のマイクロCTスキャンと可聴域の復元

古脊椎動物の聴覚機能を内耳構造から復元しようという試み自体は現在ではポピュラーな研究方法で、多様な分類群において行われている。鯨類においてもこの状況は変わらず、研究代表者以外にも複数のグループが鯨類化石の内耳構造から聴覚機能を復元するプロジェクトを進めている。このため、検討予定の化石標本資料については、他グループによる長期借用によって借りることができなかった。当初は国内と国外の2つの研究機関のマイクロCTスキャナーで内耳構造を撮影する予定であったが、国内研究機関は申込み過多のため外部研究者の使用が不可となり、国外研究機関に関しては研究協力者の移籍に伴い使用できなくなった。これらの理由により、化石歯鯨類耳周骨のマイクロCTスキャンと可聴域の復元については、研究期間内に行うことができなかった。最近、撮影に使用できる耳周骨化石標本が手に入ったので、国内研究機関でマイクロCTスキャン撮影を行い、可聴域の復元研究を進めていきたい。

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0件)

〔学会発表〕(計4件)

村上瑞季、日本の最新古鯨類学：歯鯨編、第10回マリノ・サイエンス・フォーラム、2014、東京大学弥生講堂

Murakami, M., Convergent evolution of secondary cranial symmetry in Odontoceti (Mammalia, Cetacea): How and why? 74th Annual Meeting of Society of Vertebrate

Paleontology, 2014, Berlin

村上瑞季、歯鯨類における2次的な左右対称頭骨の収斂進化：その進化過程と要因、日本古生物学会2014年年会、2014、福岡

村上瑞季、最近の化石研究から見たネズミイルカ科の進化、第25回日本セトロロジー研究会大会、2014、愛媛

〔図書〕(計1件)

村上瑞季、東海大学出版、最近の形態学が明らかにしたネズミイルカ科の進化、続イルカ・クジラ学(村山司・鈴木美和・吉岡基編)、2015、103-118

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称：

発明者：

権利者：

種類：

番号：

出願年月日：

国内外の別：

取得状況(計0件)

名称：

発明者：

権利者：

種類：

番号：

取得年月日：

国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

村上瑞季(MURAKAMI, Mizuki)

早稲田大学・教育・総合科学学術院・助手
研究者番号：70710614