

## 哺乳類、とくに食肉目における食性適応に伴う歯の形態進化

浅原正和

京都大学大学院理学研究科 博士課程

### 緒言

すべての動物にとって食物の摂取は生存に必須の営みであり、進化の過程においてその効率化が図られてきた。その中で哺乳類は、食性に応じ、複雑な歯の形態を進化させてきた。なかでも食肉目は原始的なトリボスフェニック型臼歯の特徴を残しつつ、様々な食性に適応放散しており、食性適応の研究に適当と考えられる。食肉目における先行研究において、肉食適応の過程で、肉を切り裂く機能に特化した裂肉歯の発達を伴うことが知られており<sup>1,2)</sup>、機能面での適応進化が歯の形態進化を主導してきたことがうかがえる(図1)。その一方で、形態進化は形態を生み出す発生のしくみによって拘束される。近年マウスを用いた実験発生学的研究により、各下顎臼歯の相対サイズを決定する機構として Inhibitory cascade model (以下 IC モデル) が提唱されている<sup>3)</sup>。これは近心から順次発生する下顎臼歯のなかで、第一臼歯(第一大臼歯、M<sub>1</sub>)の歯胚から遠心の臼歯(M<sub>2</sub>・M<sub>3</sub>)の歯胚に、その発生を抑制するシグナル伝達分子(Inhibitor, 以下 i) が作用する一方、間葉から歯胚の発生を促進するシグナル伝達分子(Activator, 以下 a) が分泌され、その比率(a/i)により各臼歯の相対的なサイズ(M<sub>1</sub>、M<sub>2</sub>、M<sub>3</sub>の比率)が定まるといえるものである。哺乳類の多く

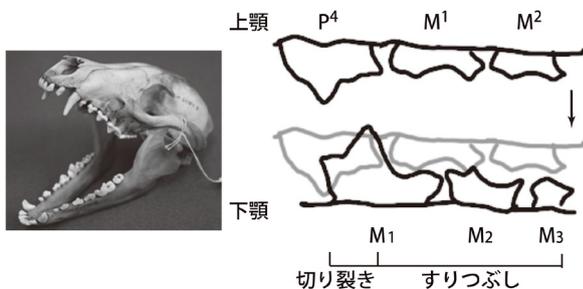


図1 タヌキの頭骨と食肉目の臼歯

哺乳類の臼歯は切り裂きとすりつぶしの機能を持つトリボスフェニック型臼歯から派生し、進化してきた。多くの食肉目において、P<sup>4</sup>とM<sub>1</sub>前半部(トリゴニッド)とが交互に噛みあい、切り裂き(せん断)の機能を持つ(裂肉歯)のに対し、M<sub>1</sub>後半部(タロニッド)、およびそれ以後の臼歯は上下に噛みあい、すりつぶしの機能を持つ。

の分類群はこのモデルとおおむね矛盾しない形態を持つことが知られ、広範に適用できる発生モデルであると考えられている<sup>4)</sup>。また、齧歯目ネズミ亜科においては、食性適応にともなう臼歯の相対サイズの多様性をこのモデルで説明できることが知られ、a/iの比率の変化によって食性適応に伴う形態進化が起きてきたと考えられている<sup>3)</sup>(図2)。しかし、その他の分類群でも同様の仕組みによって食性適応にともなう歯の形態進化が起きてきたのか、その関係は明らかではない。

本研究は、食性の多様な食肉目を中心に、食肉目の姉妹群であり、食肉目が繁栄する以前に肉食性を含む様々な食性に適応放散したものの、その後食肉目の興隆とともに絶滅した分類群である肉歯目、食肉目同様に幅広い食性への適応を遂げた有袋類のフクロネコ形大目などで、食性適応にともない臼歯形態においてどのような適応進化が起きたかを各臼歯の相対サイズに着目してパターンを報告するとともに、多様性形成の至近要因としてICモデルが適用できるかどうかを変異性から検討し、食性の進化的可塑性を生み出す要因に関して検討した。

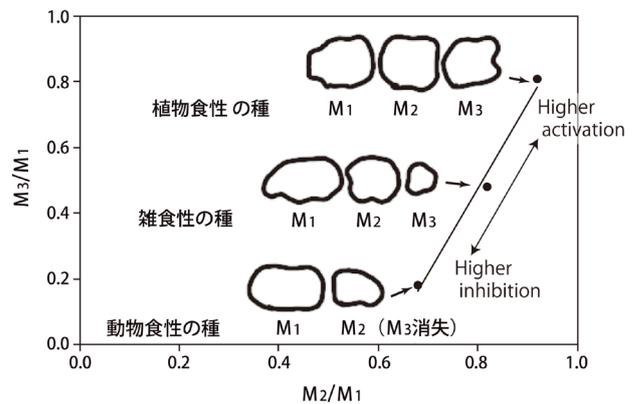


図2 齧歯目ネズミ亜科における各臼歯の相対サイズの多様性と食性 横軸がM<sub>1</sub>に対するM<sub>2</sub>のサイズ、縦軸がM<sub>1</sub>に対するM<sub>3</sub>のサイズを示す。各プロットにおける臼歯の歯冠面からの投影図を横に示す。植物食性の種では3つの臼歯の大きさが近いのに対し、雑食性の種ではM<sub>1</sub>が大きく、次いでM<sub>2</sub>、M<sub>3</sub>とサイズが小さくなる。動物食性の種ではM<sub>1</sub>が極端に大きく、M<sub>3</sub>は消失する。(文献3)より)

方法

国内外の博物館に収蔵されている、化石種を含む、12目126種の哺乳類頭骨標本について臼歯のサイズを計測し、比較解析を行った。臼歯のサイズとしては歯冠面からの投影面積を用い、計測は画像解析により

行った。歯列中各臼歯の相対サイズを先行研究<sup>3)</sup>と同様の方法でまとめ、系統的拘束を明らかにするため系統(目、科)ごとに、また食性適応のパターンを明らかにするため食性ごとに比較を行った。食性は文献情報から、肉食性(carnivorous)、雑食性(omnivorous)、昆虫食性

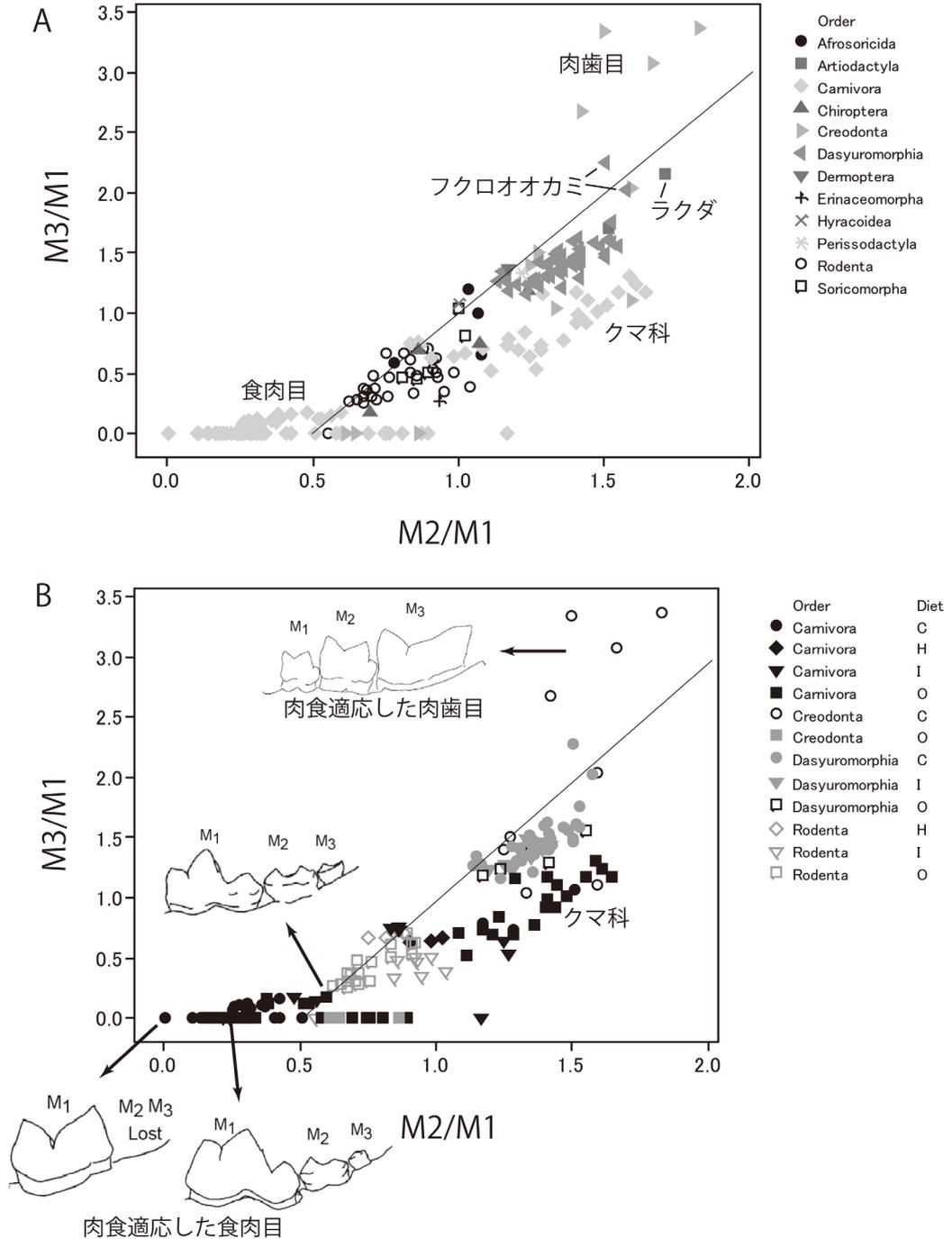


図3 哺乳類12目における各臼歯のサイズにおける変異性

目レベルで見られる変異性(A)、そのうち食性の多様な4目におけるその食性との関連(B)。直線はICモデルの予測を示す。著しい肉食適応を果たした分類群において特徴的なパターンが見られ、肉食性の食肉目ではM1が大型化、肉食性の肉歯目ではM3が大型化していた。変異のパターンはおおむねICモデルと整合するが、上記の肉食適応した分類群のほか、クマ科などで乖離がみられる。

(insectivorous) に区分けした。

## 結 果

各臼歯の相対サイズを図3に示す。横軸がM<sub>1</sub>に対するM<sub>2</sub>の大きさ、縦軸がM<sub>1</sub>に対するM<sub>3</sub>の大きさを示し、プロット1点は、ある標本における歯列中の各臼歯の相対サイズを示す。また分類群ごとの変異性をM<sub>2</sub>/M<sub>1</sub>の箱ひげ図で示した(図4)。

プロットは分類群ごとに一定の範囲におさまる傾向がみられたが、一方で食性との対応も認められた。食肉目において食性の多様な科ごとに種間比較をした結果、クマ科を除いて肉食適応した種では雑食性、昆虫食性の種よりもM<sub>1</sub>が大型化する傾向がみられた(図3、4)。一方で肉歯目、フクロネコ形大目では肉食適応した種で遠心の臼歯が大型化する傾向がみられた(図3、4)。このとき、M<sub>1</sub>が極端に大型化した一部の食肉目では小型化したM<sub>3</sub>が、さらにはM<sub>2</sub>が消失するなど、ICモデルの予測に近い変異を示す。しかし、食肉目と肉歯目で、近心または遠心の臼歯が極端に大型化した種においては、その大型化した臼歯がICモデルの予測以上に大きかった。

また共通祖先がM<sub>3</sub>を失っている食肉目や肉歯目の一部の分類群や、食肉目クマ科、齧歯目ハタネズミ亜科では、ICモデルの予測から大きく乖離した分布を示した。

一方で、そのほかの分類群においては、おおむねモデルに沿ったパターンを示した。これは遠心の臼歯が発達しているフクロオオカミ(フクロネコ形大目)、ラクダ(鯨偶蹄目)でも同様であった。

## 考 察

各臼歯のサイズの比率における多様性は分類群ごとに一定の範囲内に収まり(図3、4)、系統的な制約がみられると考えられた。一方で食性適応に伴う形態進化も顕著であり、なかでも肉食適応に伴って、臼歯ひとつを大型化させる傾向が顕著であった。これは一つの歯に裂肉の機能を集中させ、その機能を強化するという適応であると考えられた。しかしどの歯を大型化して対応するかは系統によって異なった。クマ科を除く多くの食肉目では肉食適応に応じてM<sub>1</sub>を発達させる方向に進化していた(図3、4)。一方で、肉歯目、フクロネコ形大目では逆に遠心の臼歯を大型化させ、裂肉歯として利用する傾向が見られた(図3、4)。このような食性適応に伴う形態進化は平行進化も顕著であり、とくに食肉目では各科の内部で食性に応じて各臼歯の相対サイズが変化するなど、平行進化の事例が多く見られた(図4)。そのため、各臼歯の相対サイズは高い進化的可塑性を持つ形質であると考えられた。

このような肉食適応に伴う多様化のパターンは齧歯目

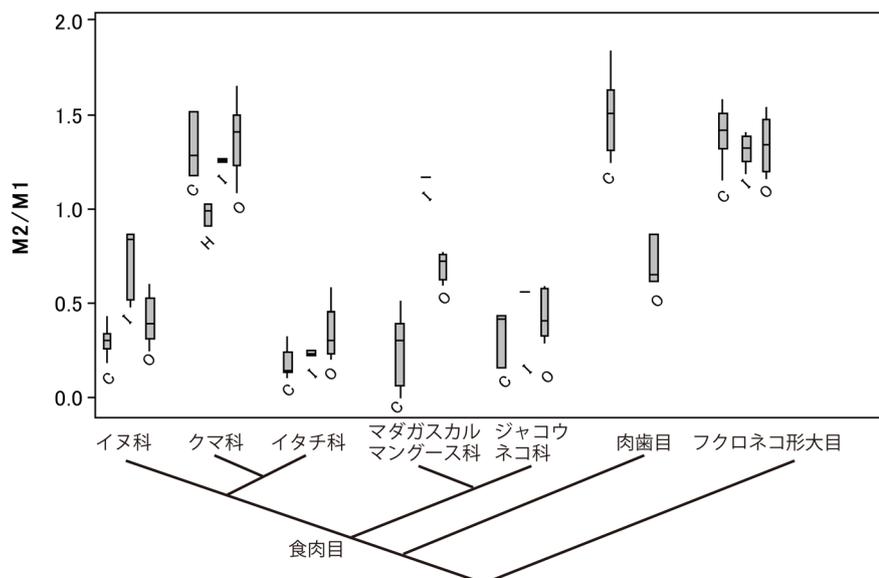


図4 肉食適応と各臼歯の相対サイズとの関係

各分類群におけるM<sub>1</sub>に対するM<sub>2</sub>のサイズと分類群の系統関係。食肉目は科ごとに、肉歯目、フクロネコ形大目は目全体と比較した。クマ科を除き、食肉目は肉食性の種ほどM<sub>1</sub>が大型化している一方、肉歯目、フクロネコ形大目は肉食性の種において遠心の臼歯が大型化する傾向がみられる。Cは肉食性、Hは草食性、Iは昆虫食性Oは雑食性の種を示す。

ネズミ亜科の変異性<sup>3)</sup>を上回り、臼歯のサイズの比率は大きく変動した。しかしそのパターンはおおむね IC モデルに沿った傾向を示し、IC モデルと同様の機構 (a/i) が多様性の形成に寄与していると考えられた。しかし、M<sub>1</sub> が極端に大きな食肉目と、逆に M<sub>3</sub> が極端に大きな肉歯目では、大型化した臼歯が IC モデルの予測以上に大型化するという乖離が見られた。しかし同様に M<sub>3</sub> が大型化するフクロオオカミ (フクロネコ形大目)、ラクダ (鯨偶蹄目) ではそのようなモデルとの乖離は見られない (図 3)。そのため、これは姉妹群である食肉目と肉歯目を含んだ系統における系統的な特性である可能性や、裂肉歯が発達する際の発生拘束が原因である可能性が考えられるが、原因は不明である。しかし少なくとも何らかの機構により臼歯の相対サイズにこのような変異性が生み出されるならば、結果として各臼歯の相対サイズは IC モデルに厳密に従う場合よりも加速度的に変化する。そして、M<sub>1</sub> に切り裂きの機能を保持させ、M<sub>2</sub>、M<sub>3</sub> にすりつぶしの機能に特化させた一般的な食肉目において、このような加速度的な変化は歯列中に占める切り裂きの部位とすりつぶしの部位の比率を短期間に変化させ得る。これは、肉食性に適応した切り裂きの機能と、雑食性、昆虫食性に適応したすりつぶしの機能のバランスを容易に変化させ、食性における進化的可塑性を生み出すことにつながると考えられる。一方で、肉歯目はそのようなすりつぶしに特化した歯を持たないため、そのような可塑性は生み出されない。先行研究において、すりつぶしの機能に特化した遠心の臼歯の存在は食性適応の可能性を広げ、進化の過程で食肉目が肉歯目に打ち勝った原因のひとつである可能性が示唆されているが<sup>5)</sup>、それにはこのような臼歯の相対サイズにおける変異性も貢

献していると考えられる。今後、このような大進化においてみられた変異性について分子発生的な説明を試みるため、変異体マウスの変異性の解析などを進めていく。

## 要 約

哺乳類は食性適応に伴い、特徴的な歯の形態を進化させてきた。肉食適応した哺乳類は、一部の前臼歯、臼歯を裂肉歯として発達させ、巨大化させてきた。その際にみられる歯列中における臼歯の相対サイズの変化は、マウスによる発生実験から提唱されたサイズ決定機構である IC モデルから一部乖離しており、大型化した歯がモデルの予測よりも大きいという傾向がみられた。これは肉食適応に伴い、近心側の臼歯を裂肉歯として発達させた食肉目と、遠心側の臼歯を発達させた肉歯目において共通であった。このような臼歯の相対サイズの変異性は、遠心側に裂肉以外の機能に特化した臼歯を持つ食肉目において食性における進化的可塑性を高める効果を持っており、食肉目が進化の過程で肉歯目に打ち勝った原因の一つである可能性が示唆された。

## 謝 辞

本研究の遂行は公益財団法人三島海雲記念財団の支援に依るところが大きい。ここに深く感謝の意を表す。

## 文 献

- 1) T. E. Popowics, *J. Morph.*, **256**, 322-341, 2003.
- 2) A. R. Friscia, et al.: *J. Zool.*, **272**, 82-100, 2007.
- 3) K. D. Kavanagh, et al.: *Nature*, **449**, 427-432, 2007.
- 4) P. D. Polly.: *Nature*, **449**, 413-415, 2007.
- 5) B. Van Valkenburgh.: *Integr. Comp. Biol.*, **47**, 147-163, 2007.