

# 大型哺乳類における島嶼小型化の生態学的メカニズムとプロセスの解明

林 昭次\*

\*岡山理科大学生物地球学部生物地球学科

\*本研究は東京大学・国立科学博物館・チューリッヒ大学・大阪市立自然史博物館・大阪大学・琉球大学との共同研究として実施された。詳細は次のサイトを参照 <https://biorxiv.org/cgi/content/short/2020.12.23.424186v1>

## 1. はじめに

島嶼環境では大型陸生哺乳類は小型化するだけでなく、行動様式、頭蓋形態、代謝機構、生活史特性などが変化することが知られている(e.g., Kohler & Moya-Sola 2009)。こうした変化は、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大型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)、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。特に日本のシカ類はさまざまな大きさ・環境の島に生息している。そのため、これらを材料とし、成長様式や人口学的特性を骨標本から解明することができれば、大型哺乳類の生態学的変化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ができる。そこで本研究では日本の様々な絶滅・現生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」を考察した。

## 2. 研究標本・手法

本研究では以下のシカ族ならびにホエジカ族を用いて研究を行った。注：\*は絶滅種を示す。

シカ族 (Cervini)：ヤベオオツノジカ\*・ニホンジカ(エゾジカ・ホンシュウジカ・ヤクシカ・ケラマジカ)・リュウキュウジカ\*を研究対象とした。ケラマジカ(400年前に移入)・ヤクシカ(1万年前に九州から侵入)・リュウキュウジカ(100万年以上隔離)の成長・生存曲線を作成し、本州・北海道の種・集団と比較することで、隔離期間に伴う成長と生活史にどのような変化があるかを解析した。

ホエジカ族 (Muntiacini)：キョン・リュウキュウムカシキョン\*を用いた。キョンは1970年代に大陸から人為的に持ち込まれた外来種である。一方、リュウキュウムカシキョンは100万年以上の間、他地域から隔離されていた種である。

## 3. 研究方法

研究は以下の手順・方法で行った(図1)：①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した。絶滅種は研究に利用できる標本が四肢骨しかないため、②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②で求められた年齢データと合致するか確認した。成長に伴う髄腔の拡大でLAGの一部が消失していた個体はCooper et al. (2008)の手法に基づきLAGの総本数を復元した。③絶滅種の四肢骨の薄片を作成し、LAGの数から②と同じ方法で年齢査定を行った。④LAG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)から、薄片を作製した各標本について、LAGでの体重を推定した。⑤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・比較した。⑥Caughley (1977)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した。⑦最後に生息地環境や生態データ・先行研究から、⑤と⑥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・適応進化の解明を行った。

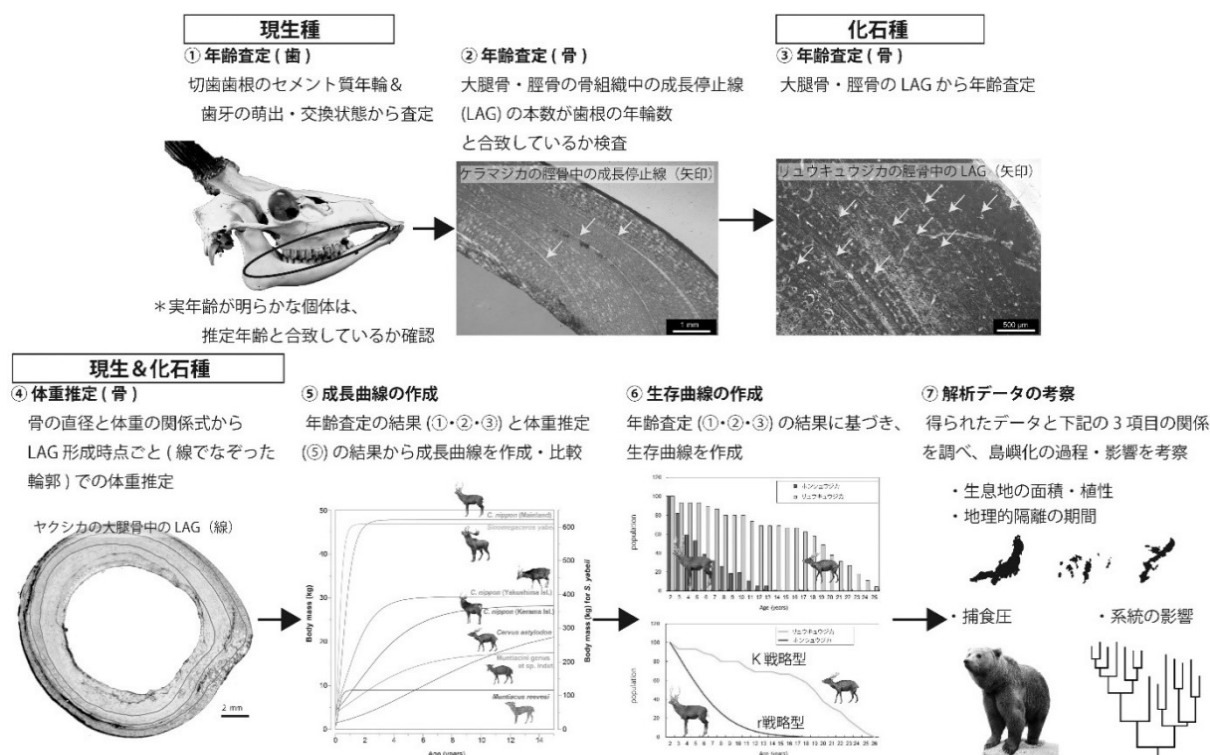


図 1. 本研究の流れ

#### 4. 結果と考察

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. 骨組織の多様性 >

本州・北海道のシカ類は大陸種と変わらず (Calderon et al. 2019)、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。最も大きな成体では、成長に伴う、髓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 の発達が認められた。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) 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。

##### < 2. 隔離期間・生息地の面積に伴う成長様式の変化 >

生息地・隔離期間の異なるシカ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 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

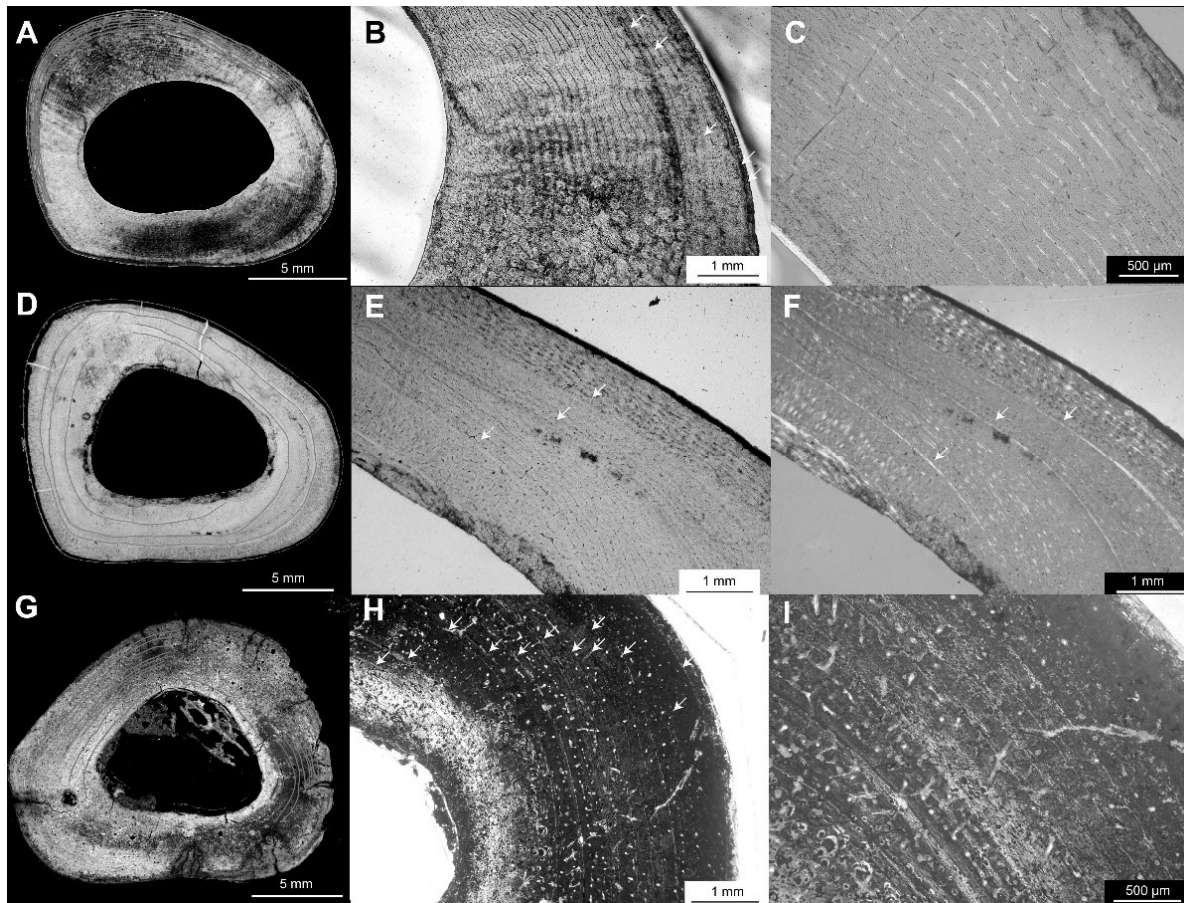


図2. シカ類の骨組織（脛骨）ホンシュウジカ（A-C）、ヤクシカ（D-F）、リュウキュウジカ（G-I）。骨幹断面（A, D, G）。皮質骨の顕微鏡写真オープン（B, E, H）、クロスニコル（C, F, I）。灰色線・矢印はLAGを示す。

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的な変化は数百年単位の短期間で起こる可能性が高いと考えられる。

#### 引用文献

- 1) Calderon T, DeMiguel D, Arnold W, Stalder G, & Kohler M (2019) Calibration of life history traits with epiphyseal closure, dental eruption and bone histology in captive and wild red deer. *J. Anat.* 235(2):205-216.
- 2) Caughley G (1977) *Analysis of Vertebrate Populations* (John Wiley & Sons Inc., New York).
- 3) Cooper LN, Lee AH, Taper ML, & Horner JR (2008) Relative growth rates of predator and prey dinosaurs reflect effects of predation. *Proc. Biol. Sci.* 275(1651):2609-2615.
- 4) Kohler M & Moya-Sola S (2009) Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *PNAS* 106(48):20354-20358.
- 5) Kolb C, *et al.* (2015) Mammalian bone palaeohistology: a survey and new data with emphasis on island forms. *PeerJ* 3:e1358.
- 6) Kubo MO, Fujita M, Matsu'ura S, Kondo M, & Suwa G (2011) Mortality profiles of late Pleistocene deer remains of Okinawa Island: evidence from the Hananda-Gama cave and Yamashita-cho cave I sites. *Anthropological Science* 119(2):183-201.
- 7) Scott KM (1990) Postcranial dimensions of ungulates as predictors of body mass. *Body size in mammalian paleontology: estimation and biological implications*, eds Damuth J & MacFadden BJ (Cambridge University Press, Cambridge), pp 301-335.