

平成 15 年度～16 年度文部省科学研究費補助金

東南アジア産リス科系統における

頭蓋形態の適応戦略

(研究課題番号 15570092)

3. 研究機関

研究代表者：遠藤秀紀（京都大学霊長類研究所教授）

平成 15 年度～16 年度

文部省科学研究費補助金（基盤研究 C（2））

研究成果報告書

4. 研究費

平成 15 年度：2,400 千円

平成 16 年度：1,200 千円

5. 研究内容

(1) 研究結果に関する発表

Oshida, T., Shalaba, C. M., Barzali, S., Yasuda, M., Hussain, N. A., Endo, H., Yanagawa, H., and Masuda, R. 2004.

Phylogenetic position of the small Kashmir flying squirrel *Hylopetes (Eoglaucomys) fimbriatus* in the subfamily Pteromyinae. *J. Zool.* (in press).

平成 17 年 3 月

Endo, H., K. Okamoto, H. Matsubayashi, J. Kimura, M. Sasaki, K. Futaba, and H. Yanagawa. 2004. Three-dimensional image

研究代表者 遠藤秀紀
(京都大学霊長類研究所教授)

analysis of the skull of the naked mole-rat and the lesser mouse deer. *Jpn. J. Zool. Wildl. Med.* 9(1): 60-73.

平成 15 年度～16 年度文部省科学研究費補助金

(基盤研究 (C) (2)) 研究成果報告書

1 研究課題番号 15570092

2 研究課題：東南アジア産リス科系統における
頭蓋形態の適応戦略

3 研究組織

研究代表者：遠藤秀紀（京都大学霊長類研究所教授）

研究分担者：佐藤和彦（朝日大学歯学部助手）

4 研究経費

平成 15 年度 2,400 千円

平成 16 年度 1,200 千円

5 研究発表

(1) 学会誌等における発表：

Oshida, T., Shafique, C. M., Barkati, S., Yasuda, M., Hussein, N. A., Endo, H., Yanagawa, H., and Masuda, R. 2004. Phylogenetic position of the small Kashmir flying squirrel *Hylopetes* (*Eoglaucomys*) *fimbriatus* in the subfamily Pteromyinae. *Can. J. Zool.* (in press).

Endo, H., K. Okanoya, H. Matsubayashi, J. Kimura, M. Sasaki, K. Fukuta, and N. Suzuki. 2003 Three-dimensional image analysis of the thin abdominal wall in the naked mole-rat and the lesser mouse deer *Jpn. J. Zoo Wildl. Med.* 8(1): 69-73.

Endo, H., T. Sakai, Y. Hayashi, K. Watanabe, M. Matsuzaki, and M. Sasaki. 2003. Size relationships between the skull and flat skin in the three species of *Canis*. *Jpn. J. Zoo Wildl. Med.* 8(1): 75-78.

Endo, H., H. Taru, M. Yamamoto, K. Arishima, and M. Sasaki. 2003. Comparative morphology of the muscles of mastication in the giant panda and the Asiatic black bear. *Ann. Anat.* 185(2): 287-292.

Endo, H., M. Sasaki, E. Narushima, T. Komiya, A. Hayashida, Y. Hayashi, and B. J. Stafford. 2003. Macroscopic Study of the Functional Significance of the Forearm Muscles in the Giant Panda. *J. Vet. Med. Sci.* 65(8): 839-843.

Endo, H., T. Hikida, M. Motokawa, L. M. Chou, K. Fukuta and B. J. Stafford. 2003. Morphological Adaptation of the Skull for Various Behaviors in the Tree Shrews *J. Vet. Med. Sci.* 65(8): 873-879.

Endo, H., K. Watanabe, Y. Hayashi, M. Matsuzaki, T. Sakai, T. Itou, H. Koie, J. Kimura and B. J. Stafford. 2003. Three-dimensional CT image analysis of the digging system in the aardvark *Ann. Anat.* 185(3): 367-372.

Endo, H., J. Kimura, T. Oshida, B. J. Stafford, W. Rerkamuaychoke, T. Nishida, M. Sasaki, A. Hayashida and Y. Hayashi. 2003. Geographical variation and its functional significances of skull morphology in the red-cheeked squirrel *J. Vet. Med. Sci.* 65(11): 1179-1183

- Endo, H., Y. Hayashi, A. Hayashida and M. Sasaki. 2003. Morphological Study of the Mammary Gland of Lactation Stage in a Chimpanzee Jpn. J. Zoo Wildl. Med. 8(2): 139-141.
- Endo, H., T. Hikida, L. M. Chou, K. Fukuta and B. J. Stafford. 2004. Proportion and cluster analyses of the skull in various species of the tree shrews J. Vet. Med. Sci. 66(1): 1-7.
- Endo, H. , E. Narushima, T. Komiya and M. Sasaki. 2004. Ligament of head of femur in the acetabulum of the Asian elephant Jpn. J. Zoo Wildl. Med. 9(1): 45-49.
- Yamada, K., J. Yamada, M. Sasaki, H. Endo, J. Kimura, W. Rerkamnuaychoke, H. Ueno and E. R. Wisner, 2004. Application of non-destructive inspection of endangered animals using soft X-ray radiography, computed tomography and magnetic resonance imaging: case study of a northern smooth-tailed tree shrew (*Dendrogale murina*) Jpn. J. Zoo Wildl. Med. 9(1): 51-55.
- Kumazawa, Y. and H. Endo. 2004. Mitochondrial genome of the Komodo dragon: Efficient sequencing method with reptile-oriented primers and novel gene rearrangements. DNA research 11: 115-125.
- Endo, H., J. Kimura, T. Oshida, B. J. Stafford, W. Rerkamuaychoke, T. Nishida, M. Sasaki, A. Hayashida and Y. Hayashi. 2004. Geographical and functional-morphological variations of the skull in the gray-bellied squirrel J. Vet. Med.

Sci. 66(3): 277-282.

Kimura, J., M. Sasaki, H. Endo and K. Fukuta. 2004. Anatomical and histological characterization of the female reproductive organs of mouse deer (Tragulidae). *Placenta* 28: 705-711.

Endo, H., T. Sakai, T. Itou, H. Koie and J. Kimura. 2004. Osteological examination and image analysis of a cranium of the Japanese wolf found at private house in Yamanashi Prefecture 山梨県の民家で発見されたニホンオオカミの骨学的および画像解析的検討 *Jpn. J. Zoo Wildl. Med.* 9(2): 109-114.

Endo, H., N. Kuze, T. Sakai, T. Itou, H. Koie and J. Kimura. 2004. Macroscopic observation and CT sectional analysis of the liver in an orang-utan *Jpn. J. Zoo Wildl. Med.* 9(2): 103-107.

Endo, H., K. Yoshihara, M. Kaseda, T. Sakai, T. Itou, H. Koie and J. Kimura. 2004. CT sectional and macroscopic examinations of the hip joint structure in the carcass of an adult and a fetus orang-utan *Jpn. J. Zoo Wildl. Med.* 9(2): 119-123.

Endo, H., J. Kimura, T. Oshida, B. J. Stafford, W. Rerkamnuaychoke, T. Nishida, M. Sasaki, A. Hayashida and Y. Hayashi. 2004. Geographical variation of skull size and shape in various populations in the black giant squirrel *J. Vet. Med. Sci.* 66(10) 1213-1218.

Endo, H., K. Fukuta, J. Kimura, M. Sasaki and B. J. Stafford.

2004. Geographical variation of the skull in the lesser mouse deer (*Tragulus javanicus*) J. Vet. Med. Sci. 66(10) 1229-1235.

Hon-Nami, K., S. Ueno, H. Endo, H. Nishimura, T. Igarashi, L. David and S. Iwashita. 2004. A novel Giraffidae-specific interspersed repeat with microsatellite, originally found in an intron of a ruminant paralogous p97bent gene. Gene 340 283-290.

Endo, H., S. Oda, S-W. Chang, S-L. Yuan, L-K Lin and T. Oshida. 2004. Fossorial adaptation of the shoulder muscles in the three species of insectivore Jpn. J. Zoo Wildl. Med. 10(1) (in press)

Endo, H., K. Yoshihara, T. Hasegawa, Y. Yoshikawa, Y. Hayashi, T. Sakai, T. Itou, H. Koie and J. Kimura. 2004. CT image analysis of the opposability of the first digit in the chimpanzee Jpn. J. Zoo Wildl. Med. (in press)

Endo, H., K. Fukuta, J. Kimura, M. Sasaki, Y. Hayashi and T. Oshida. 2004. Phylogenetic relationships among populations of the mouse deer in the southeast Asian region from the nucleotide sequence of cytochrome b gene Mammal Study (in press)

(2) 学会演題における発表

第9回日本野生動物医学会 日本大学 2003年6月

東南アジアに生息する数種リス科卵巣の比較形態

高野愛・押田龍夫・遠藤秀紀・佐々木基樹・Worawut

Rerkamnuaychoke・ Nguyen Truong Son・ 林良博・ 村田浩一・
椎橋孝・ 野上貞雄・ 木村順平

第 19 回日本霊長類学会 宮城教育大学 2003 年 6 月

「国内のチンパンジーを対象とした研究の現状と将来展望」

遺体科学の提唱 -動物園とアカデミズムの融和へ-

遠藤秀紀

日本哺乳類学会 2003 年度大会 岩手大学 2003 年 10 月

タイワンリスの頭蓋における

地理的変異について

林田明子・遠藤秀紀・佐々木基樹・北村延夫・山田純三

日本哺乳類学会 2003 年度大会 岩手大学 2003 年 10 月

ヘラコウモリ科における多様な食性と頭蓋形状の適応、その機能
形態学的意義

渡辺一教・遠藤秀紀・林 良博

日本哺乳類学会 2003 年度大会 岩手大学 2003 年 10 月

偶蹄目における咀嚼機構の機能形態学的比較

松崎美果・遠藤秀紀・伊藤琢也・酒井健夫

国際解剖学会 京都市 2003 年 11 月

Adaptation of the tarsal joint for climbing in bears

Motoki Sasaki, Hideki Endo, Hiroshi Ueno, Akihiko Nitta,
Satoshi Shigeno, Nobuo Kitamura, Junzo Yamada

International Mammal Symposium 2004, Hayama. 2004 年 2 月

Genetic and morphological variations of various mammalian
taxa in Indomalayan region.

Hideki Endo, Yoshi Kawamoto, and Hirohisa Hirai.

International Mammal Symposium 2004, Hayama. 2004 年 2 月
The possibility of the 3-dimensional image analysis of the bone
movement in various mammals

Hideki Endo, Yoshi Kawamoto, and Hirohisa Hirai.

日本動物学会第 75 回大会 甲南大学 2004 年 9 月
ツチブタの前肢に関する三次元画像解析および肉眼解剖学的検
討

遠藤秀紀・酒井健夫・伊藤琢也・鯉江 洋・木村順平

第 9 回野生動物医学会 東京大学 2004 年 9 月
ジャワマメジカ (*Tragulus javanicus*) 精巣におけるステロイド
ホルモンとそのレセプターに関する免疫組織化学的研究 佐々
木基樹, 山田純三, 遠藤秀紀, 木村順平, 坪田敏男, 北村延夫, 福
田勝洋

第 9 回野生動物医学会、東京大学 2004 年 9 月
パームシベット (*Paradoxurus hermaphroditus*) 精巣および会陰
腺におけるステロイドホルモンとそのレセプターに関する免疫
組織化学的研究 山田純三, 佐々木基樹, テグ ブディピトジョ,
遠藤秀紀, 木村順平, 坪田敏男, 北村延夫, 林 良博

第 9 回野生動物医学会 東京大学 2004 年 9 月
東南アジアで捕獲された野生リス類の寄生蠕虫類についての分
類学的検討 酒井幸子, 高野 愛, 木村順平, 押田龍夫, 遠藤秀
紀, 佐々木基樹, Worawut Rerkamnuaychoke, Nguyen Truong
Son, 林 良博, 浅川満彦

日本哺乳類学会 2004 年厚木大会 東京農業大学 2004 年 10 月
タイ産モグラの捕獲調査およびその形態的・核学的特徴
川田伸一郎・織田銃一・小林秀司・遠藤秀紀・木村順平・押田龍
夫・佐々木基樹・Worawut Rerkamnuaychoke

日本哺乳類学会 2004 年厚木大会 東京農業大学 2004 年 10 月
パームシベット (*Paradoxurus hermaphroditus*) 精巣および会陰
腺のステロイドホルモン調節機構に関する研究 佐々木基樹, 山
田純三, テグ ブディピトジョ, 遠藤秀紀, 木村順平, 坪田敏男,
北村延夫, 林 良博

日本哺乳類学会 2004 年厚木大会 東京農業大学 2004 年 10 月
クラ地峡とリス類の形態変異
遠藤秀紀

(3) 出版物

Yoshiyuki, M., and H. Endo. 2003.

Catalogue of Chiropteran Specimens in Spirit. 153pp. National
Science Museum, Tokyo.

遠藤秀紀 2003

解剖学、現場に光を見て

Zoo and Wildlife News 16: 25-27.

遠藤秀紀 2003

動物園の遺体から最大の学術成果を

哺乳類科学 43 増刊第 3 号: 57-58.

遠藤秀紀 2003

四足動物 pp.98-106.

(松浦啓一編, 『標本学』, 東海大学出版会, 秦野).

遠藤秀紀 2003

ヒトコブラクダの後大静脈と肺静脈近位部の心筋層

哺乳類科学 43(2): 135-140.

遠藤秀紀 2004

動物園の未来像

生物科学 55 (3): 129.

遠藤秀紀 2004

学術の異様な変貌、そして動物園への期待

生物科学 55 (3): 130-136.

遠藤秀紀 2004

近世から今日に至る「雑種犬」の形態学的認識.

史紋 2: 74.

遠藤秀紀 2005

パンダの死体はよみがえる.

筑摩書房, 東京.

6 研究成果

目次

インドシナ半島と台湾におけるリス科動物の系統動物地理学
および進化生態学的研究

I インドシナ半島・マレー半島地域の生物地理学的障壁の評価

II クラ地峡の生物地理学的意義の確認

III インドシナのリス類に関する集団間変異をどうとらえるか

IV インドシナに関連するリス類頭骨の形態学的変異

V インドシナに分布するリス類の遺伝学的基盤

VI マメジカ類・センザンコウ類などにおけるクラ地峡を境界にし
た形態学的・および遺伝学的変異

VII 総括と今後の課題

VIII 要約・Summary

参考文献

I 研究準備体制の確認と成果に期待される可能性

①リス科動物は世界に 270 種が知られている。とりわけ東南アジアの温帯から熱帯にかけては多様な気候条件に影響を受け、また複雑な生物地理学的基盤から種分化・放散を繰り返してきたと考えられる。その結果、齧歯目のなかでも明らかな単系統群でありながら、機能形態学的に異例ともいえる著しい多様化を遂げていることが指摘されよう。

リス科動物では、これまで特に、ロコモーション適応に注目が集まり、樹上性、滑空性、地上性の各群において四肢運動器の記載と機能形態の考察が進められてきた。しかし、これらのロコモーションが頭蓋の形態に与える機能的影響については検討が行われず、ロコモーション特性に応じた視覚器の発達とそれに付随する脳函形状と体積の差異はまったく把握されていない。さらに眼球や視神経の空間構築の改変がもたらす咀嚼機構の変化についても不明のままである。そのためリス科において分類形質として重要視される頭蓋でありながら、系統因子と適応因子の識別が理論的に不可能な事態が続き、頭蓋形状のもつ進化生物学的意義を具体的に論じることが困難を極めている。

研究代表者・分担者は、頭蓋形態とロコモーション適応の関係について、齧歯目ネズミ科、キヌゲネズミ科、偶蹄類マメジカ科、ウシ科、食肉目クマ科、ネコ科で詳細な検討を続け、各系統において樹上歩行適応、高速走行適応、跳躍適応、体サイズ大型化適応が、頭蓋に生じせしめた機能形態学的な差異を進化要因因子に分けて単純化し、計測値から多変量解析を進めてきた。

本研究は、上記の背景の上で、東南アジアに放散したリス類から樹上性のニホンリス、キタリス、フィンレイソンリス、滑空性のムササビ、ホンドモモンガ、地上性のシマリス、カオナガリスなどの種を用い、地上性・樹上性・滑空性などのロコモーション適応や昼行性・夜行性などの行動学的特質が、頭蓋の祖先形質を

どのように進化させてきたかを、機能形態学的に明らかにする。そのためにまずこれらの各生態学的適応群ごとに、視覚器や脳函に生じた形態学的変異を把握する。そして各種の液浸標本から咀嚼筋構築を定量的に認識、それぞれの適応パターンに至って視覚器や中枢神経を進化させた種が、顎運動と臼歯の噛み合わせをどのように再構築し、新しい咀嚼様式を実現するためにどのような機能形態学的特徴を頭蓋に備えてきたかを解明する。

上記の目的を確実に可能とする骨学的解析手法として、頭蓋の骨学的計測を行い、主成分分析と正準判別により各適応パターンを定量的に基準化する。また三次元デジタイザーやマイクロCTスキャンによる計測ポイントの三次元座標化も併せて行う。さらにQモード相関係数を求め、UPGMA法により集団の形態学的類似度をクラスター分析し、各適応パターンを地理学的変異から独立して解析できるような解析手法を採用する。

②本研究計画から解析される結果を総合することで、東南アジア地域のリス科に見られる頭蓋形態の進化的実態を、適応の面から正確に議論することが可能となる。それは系統関係のみならず、多様なニッチへの形態学的適応が不明のままだった同地域のリス類の進化的実態を明らかにする独創性に富んだ成果となる。同時に本計画は、謎を多く残す東南アジアの陸域哺乳類の生物地理学と生息環境への適応パターンを普遍的に理解するための基礎概念を提示するものとなり、アジアの哺乳類学をリードするだけの自然史科学的価値を残すものとなる。

③本研究は、同地域のリス類の多様性について、旧来の分子系統学的結論に依拠し、地上性か樹上性かという粗雑な形態学的類型化に終始している事態を克服し、フィールド生態学、生物地理学とも密接な自然史科学的議論の土台作りに貢献することになる。日本国内で停滞してきたアジア地域の哺乳類学研究に新たな展

開をもたらし、リス類を核にしてアジアのナチュラルヒストリーを育てる基盤として評価されよう。さらに検討した大量の材料は博物館標本として後世に向けて蓄積されるため、東南アジア地域産リスのインベントリーを発展させるプランとして、アジアの自然史学の将来を先導することは確実である。

④研究代表者はこれまでに、文部省科学研究費国際学術研究「タイおよびインドネシアにおけるツパイ類の系統進化学的研究」

（平成 8 年度から平成 10 年度・研究代表者：帯広畜産大学山田純三教授）、「マレーシアにおけるマメジカ類の生理生態学的調査と増殖保存に関する研究」（平成 13 年度から継続・研究代表者：名古屋大学大学院生命農学研究科福田勝洋教授）、「インドシナ半島と台湾におけるリス科動物の系統動物地理学のおよび進化生態学的研究」（平成 14 年から継続・研究代表者：東京大学農学生命科学研究科林 良博教授）に、研究分担者として参加し、タイ、ラオス、マレーシア、インドネシア、台湾に野生哺乳類の研究体制を確立、同時に国内のインドシナ半島産哺乳類の収蔵施設での研究を重ねてきた。同計画においては、ツパイ類やマメジカ類のいくつかの種や集団に関して、遺伝学的・解剖学的成果を得て、発表を進めてきている。クラ地峡の研究計画は、これまでの豊富な現地調査において培われた代表者の発想に基づいている。これらの準備を経て、ツパイ類のコモンツパイ、さらにジャワマメジカとマレーセンザンコウの地理的変異については、今後の課題として残された、同地域の哺乳類進化に関する最大の問題といってよい。本研究計画は、この地域で謎の多いリス類の地理的変異に関して、代表者のインドシナ地域での野外・博物館調査の経験、骨計測学的能力と、分担者の遺伝学的実績を併せもつことで、十分な準備体制が整っているといえる。

⑤本計画の研究代表者は、すでに開始されている上記計画の中で、

台湾とインドシナ地域における野生哺乳類のフィールド研究体制の確立に努めてきた。タイ・カセサート大学、マレーシア・プトラ大学、マレーシア・自然保護国立公園局、台湾東海大学のスタッフとの間で、遺伝学的データのやりとりを深め、とりわけこれまでマレー半島のクラ地峡が種分化や生殖隔離に及ぼした影響を、ハイガシラリスで追い、またネズミ科齧歯類や、各種ツパイ類やマメジカ類を対象に検討を進めてきた。このため、研究代表者は、本申請計画の対象動物群に関する最新の現地情報を、東南アジア各国研究陣から遅滞なく得ることができ、また分担者として解析に参加するリス科の分子遺伝学的成果を、世界に先駆けて議論の場に用いることが可能である。

また、研究代表者は、上記国際学術研究開始以前からすでに、該当地域のインド亜大陸からタイにかけての滑空性リス類に関して現地での DNA 採材と分子遺伝学検討を遂行し、学会誌に発表して国際的に批評を受けてきた (Oshida et al., 2001H, 2000A)。つまり本研究計画に密接に関連するリス類に関して、分子系統学のデータを自ら集積、客観性の高い系統議論を進めてきた実績をもつ。

これらの経緯に基礎付けられたうえで、研究代表者はあらたに頭蓋の機能形態学という本申請計画を起案するものである。本研究体制は、当該地域のリス類の分子系統学的研究成果と東南アジア地域での研究システム作りにすでに十分な経験と実績を備えているため、本申請により行われる頭蓋の機能形態学的研究は、本研究組織であってこそ有効に進めることができ、他のいかなる研究体制よりも深い議論と考察を可能とすることは疑いない。また研究代表者は食肉類、偶蹄類に関し、咀嚼筋の食性採餌適応に関する基礎的研究を発表し (Endo et al., 2002A, 2001G; Sasaki et al., 2001F, 2000B)、国際的に評価を得ている。とりわけアザラシ類を用いた頭蓋の三次元的検討においては、本申請計画の主題である行動特性と視覚器・咀嚼筋の相互関係を明らか

にし、生態学的な適応が頭蓋形態に与える影響がこれまでの予測よりはるかに大きく、前頭骨や頬骨に明確な生態学的適応を見せることを証明してきた（Endo et al., 1999D, 1998A, 1998B）。このように、研究代表者は本計画で行う機能形態学的適応に関する検討に必要な理論面および技術面での基盤を世界的水準で築いているため、本申請計画は当初から円滑かつ効果的に推進されることが確実である。

II 研究実施状況

平成 15 年度

研究代表者および研究分担者は、国立科学博物館および朝日大学に収蔵されているニホンリス、キタリス、フィンレイソンリス、ハイガシラリス、タイワンリス、カオナガリス、ニホンリス、ムササビ、ホオアカムササビ、ホンドモモンガ、アメリカモモンガ、シマリスの骨格標本を用いて、ロコモーション戦略の相違に関連する形質の骨計測値を集積する。

眼球と視神経に関する形質を詳細に解析し、ロコモーションや行動特性との関係を比較検討する。大後頭孔に対する前頭骨各部位の角度、眼窩容積の指標値、頬骨弓の形状表象値を厳密に収集する。斬新な試みとして、視神経管の位置、大きさ、角度を三次元的にデータ化し、眼球の適応傾向を数値化する。計測には旧来のノギスや計測器具のほかに、空間内の特定の点を座標化できる三次元デジタイザーを用い、基準となる座標に対する任意の測定ポイントをベクトル化する。また脳函の量的集団間比較のため、マイクロ CT スキャンによる脳頭蓋のサイズとプロポーションを記録する。ロコモーション生態や採餌特性の変化に対し、顔面頭蓋の伸長、短縮、鼻骨、外鼻孔角度を計測し、適応パターンから

受ける頭蓋全体の形態学的特性を認識する。

また研究代表者は、ホオアカムササビ、タイワンリス、インドオオリスを多数収蔵する北海道大学、帯広畜産大学、岩手大学、鹿児島大学にて計測、検討を進める。同時に北海道十勝地方、中部地方南部で国内産リスの頭骨標本を収集、既存標本と合わせて5000点以上の計測データを蓄積し、検討に用いる。インドシナ、マレー半島、インドネシア島部および中国におけるリス科については、国立科学博物館の標本を利用するとともに、大英自然史博物館（イギリス）、ライデン自然史博物館、中国科学院北京動物学博物館に出張し、実物標本を用いた検討を行い、現地研究陣から批評を受けることとする。

研究代表者は、15年度大量の数値データを扱うこととなるが、データ収集と同時にデジタル化を試みる。単純な計測値データと三次元から直接検出された座標データを空間座標内で標準化し、大量の頭蓋の適応形質を常時三次元的に議論できる環境を整える。データ解析は、まず絶対値を扱いながら比較的単純なプロポーションの議論を行い、さらに主成分分析と正準判別分析による各種の適応戦略の数値化と二次元座標への可視化を完成する。同時に系統議論にも効果的に貢献できるよう、Qモード相関係数を算出し、頭蓋の類似度を指標にしたクラスター分析に適用することを試みる。

一方、研究分担者は、頭骨計測のみならず、軟部構造の保存された液浸標本を利用して、咀嚼筋の構築を肉眼解剖学的に明らかにする。リス科の咀嚼様式を規定するもっとも重要な筋群として、咬筋の各層の配列を明らかにし、側頭筋、翼突筋群、顎二腹筋の走行を種間比較、記載し、東南アジアのリス科において生態学的適応様式と筋構築の関係がどのように確立されているかを明らかにする。同様のマクロ解剖学的手法を、眼球と視神経の空間配置の記述に適用し、視覚メカニズムの適応的進化をリス科各種の生態や行動と照応しながら、解析を進める。

研究代表者と研究分担者は、ここで予測されるリス科各種の適応様式と頭蓋の類似度をもとに次年度の計測計画の効率化を図り、結果を厳格に検討することとなる。その際、検出可能な地理的変異を詳しく議論し、同種内の異なる集団間で適応パターンが異なる場合を明らかにし、形態学的適応パターンが生物地理学的要因に影響されるケースを厳密に抽出、対象となるリス科での頭蓋形態を決める各要素を明確に判別する理論を築く。

平成 16 年度

研究代表者は、蓄積の進んだ頭蓋標本の計測・検討を進め、また三次元解析においてはマイクロ CT スキャンを用いるとともに、三次元デジタイザーを利用してランドマークの座標化を行う。研究分担者は、引き続き液浸標本による咀嚼筋構築を各適応パターンで解析、筋線維の起始・終止・走行・長さ・断面積を記録、数値化データと適応様式の関係性を明確にする。頬骨弓と眼窩の変形が咬筋走行に与える影響、脳函サイズが側頭窩を通じて側頭筋に及ぼす効果を明らかにし、ロコモーション様式が頭蓋を改構する適応メカニズムを解析する。

研究代表者と研究分担者の合理的な役割分担により収集・解析されたデータは、16 年度に全面的に比較対照される。研究組織は、頭蓋そのものの骨学的変形と咀嚼・神経系の軟部構造の変化を総合的に解析し、リス科頭蓋の機能形態学的進化の実態を、進化要因を厳格に識別しながら定量的に語る事が可能となる。これらの議論の結果、東南アジアのリス科を対象として、多様な自然環境に応じて進化した陸獣の一群が示す頭蓋形態の機能性を、統一的に説明できる理論構築を完成することができる。

蓄積された標本はインベントリーとして国内外に恒久的に活用できる道を開く。研究成果は学会誌、単行本などの著作物、学会大会で発表し、議論の場に提供する。

Ⅲリス類頭骨の形態学的変異を検出するための方策

>いくつかの種・集団における頭骨変異の検討

インドシナ・マレー半島地域に分布する哺乳類のうち、もっとも研究資料が豊富で効果的な解析に向く群として、ホオアカカオナガリス、クロオオリス、ハイガシラリスを対象に頭骨の形態学的変異を論じた。

>材料と方法

代表者の所属する国立科学博物館動物研究部をはじめとし、内外の複数の博物館・大学・研究機関が所蔵する標本を検討の対象とした。以下が本検討において利用した標本を収蔵する機関の一覧である。

国立自然史博物館（パリ・フランス）

ゼンケンベルク自然史博物館（フランクフルト・ドイツ）

ライデン自然史博物館（ライデン・オランダ）

アメリカ自然史博物館（ニューヨーク・アメリカ合衆国）

スミソニアン自然史博物館（ワシントン DC・アメリカ合衆国）

タイ科学技術研究所（バンコク・タイ）

カセサート大学（バンコク・タイ）

マレーシア国立公園・自然保護局（クアラルンプール・マレーシア）

ボゴール動物学博物館（ボゴール・インドネシア）

ボゴール農業大学（ボゴール・インドネシア）

国立シンガポール大学・ラッフルズ博物館（シンガポール）

中国科学院動物学研究所（北京・中国）

帯広畜産大学家畜解剖学教室

日本大学生物資源科学部獣医解剖学教室

以上の機関に収蔵されている上記三種の成獣頭骨標本を通常17部位につき計測し、統計処理に備えた。計測はノギスを用いて0.05ミリまで読み取った。全計測値のうち、本節では、クラ地峡に直接関与するロカリティーをもつデータを別表のように整理した(表1)。

つぎに全計測値を用いた主成分分析を行い、インドシナ・マレー半島地域における各集団の遺伝学的差異を検出した。主成分分析においては、形態学的類似が体サイズに影響されないように、必要に応じて、絶対値をプロポーション化する作業を挿入した。これらの結果を用い、頭蓋の適応的変異がどのように結果に検出されてくるかを議論した。

表1 計測部位・計測データの略称

1. Cranium

Profile length	PL
Condylbasal length	CL
Short lateral facial length	SL
Zygomatic width	ZW
Least breadth between the orbits	LBO
Greatest neurocranium breadth	GNB
Median palatal length	MPL
Length from Basion to Staphylion	LBS
Dental length	DL
Greatest palatal breadth	GPB
Greatest mastoid breadth	GMB
Height from Akrokranium to Basion	HAB

2. Mandible

Length from the condyle	LC
Length from the angle	LA
Length from the Infradentale to aboral border of the alveolus	LIA
Height of the vertical ramus	HR
Height of the mandible at M ₁	HM

3. External

Head and body Length	HBL
Tail Length	TL
Length of the Hind Foot	HF
Length of the Ear	E

外部計測値は各標本に付帯するデータから記録している。

IV 主要な三種のリス科の頭蓋における形態学的適応傾向

> 計測値の解析結果

全個体の計測値とこれを基本に行った主成分分析の結果を雌雄別にグラフ化した。結果は綴じ込みの文献に記載されている (Endo et al., 2003, 2004A, 2004B)。

まず、インドシナ、マレー半島地域の陸棲哺乳類の変異の実態を反映するであろう主要な三種のリスにおいて、200 体近くにおいて頭骨の計測検討値が得られたことは、今後に残る大きな研究遺産である。

さらに主成分分析のチャートは、まず明確にこれらの集団がクラ付近の南部を境に二つの形態学的集団に分断されていることを示している。また分布域が必然的に広がるインドシナ本体、すなわちクラ地峡以北の分布集団に関しては、以下のようにmとめられる。

ハイガシラリスとクロオオリスに関しては、インドシナ半島の南北のロカリティー間でベルクマンのルールに合致する変異が確認された。すなわち北方集団は大きく、南方集団が小さかった。一方で、ホオアカカオナガリスの南北集団間のサイズは南のものが北よりも有意に大きいという結論が得られている。すなわち、比較的低緯度ということも考慮すると、同地域のリズ科の体サイズについては、変異に特定の傾向が強く期待されることはなさそうである。

また三種とも、島嶼集団に関しては、大陸産集団と比べて、複雑な異同を示した。

サイズファクターを除去したプロポーショナル解析において集団間差異は容易に検出されず、ホオアカカオナガリスとハイガシラリスは、地域間の明確なプロポーショナルの相違を検出するに至った。一方で、クロオオリスに関しては集団ごとの特異的な計測形質が見出されないと結論づけられた。

>ホオアカカオナガリスにおける適応的変異の考察

ホオアカカオナガリス (*Dremomys rufigenis*) について、マレーシア (半島部) 集団、ベトナム (南部)・ラオス集団、タイ (北部) 集団の頭蓋骨標本を用い、地理的変異と機能形態学的適応を骨計測学的に検討した。その結果、南部集団は北部の二集団より基本的にサイズが大きかった。プロポーショナル値の検討から、マレーシア集団では内臓頭蓋が吻尾方向に長く、ベトナム・ラオス

集団とタイ集団では眼窩間の距離が短いことが明らかになった。マレーシア集団の長い鼻部と側方に向いた眼窩は地上性・食虫性により適応し、眼窩が吻側に向くことで他の二集団で強化される両眼視はより樹上性・果実食性適応の程度が高いことが示唆された。

＞ハイガシラリスにおける適応的変異の考察

ハイガシラリス (*Callosciurus caniceps*) について、タイのコラート集団、ラノーン集団、タイ最南部集団、テルタウ島集団の頭骨標本を用い、骨計測学的に地理的変異を検出した。その結果、本土産の3集団の頭蓋サイズでは、北部のものが大きく南方ほど小さくなることが明らかとなった。クラ地峡の地理的障壁としての影響は明確ではなかったが、主成分得点の散布図では、ラノーン集団の一部はタイ最南部集団と混在した。コラート集団はクラ地峡の北部グループに属することは明らかだが、ラノーン集団とタイ最南部集団は遺伝学的にクラ地峡南部グループと北部グループが混在することが示唆される。テルタウ島集団は島嶼に隔離され、クラ地峡南部グループから分離されてきたことは明らかだが、タイ最南部集団に対して頭蓋のサイズが類似することが明らかとなった。プロポーション解析では、テルタウ島集団は両眼窩間の距離が小さく、両眼視を発達させた他集団よりも高度な樹上性適応を遂げていることが示唆される。逆にコラート集団は眼窩間距離が広く、同集団がとくに地上生態に適応していることが推察される。正準判別分析の結果からは、本4集団は正準判別スコアにより明瞭に分離することができた。

＞クロオオリスにおける適応的変異の考察

クロオオリス (*Ratufa bicolor*) について、マレー半島、ベトナム (南部)、およびビルマ・インド・タイ (北部) の三つの大陸産集団と、ティオマン島とスマトラ島の二つの島嶼産集団から得られた頭蓋を、骨計測学的に検討した。頭蓋はマレー半島産集団が他の大陸産二集団より有意に小さかった。これはハイガシラリスの例と同様で、ベルクマンのルールに合致していたといえる。島嶼の二集団は、マレー半島集団と比べて、多くの計測項目で明確な相違を示さなかった。サイズファクターを除去したプロポーシオン解析において集団間差異は容易に検出されず、われわれは本種では集団ごとの特異的な計測形質が見出されないと結論づけた。主成分分析の結果を示すグラフから、マレー半島集団、スマトラ島集団、ティオマン島集団は第一および第二主成分得点の分布が混在し、ほかの大陸産二集団は別個に凝集するという結果が見られた。これは、大陸集団においては、クラ地峡を境界にした南北のグループ間で形態学的差異が明瞭に見られる一方で、今回検討した二つの島嶼集団がマレー半島集団と比較して島嶼隔離効果を蓄積していないことを示唆している。クロオオリスにおいては、プロポーシオン解析に見られたように、食餌やロコモーションに関連する適応的変異が集団相互間で確認されにくいと結論することができる。

VII 今後の課題

ホオアカカオナガリス、ハイガシラリス、クロオオリスの三種を第一の議論の対象として、インドシナ地域のリス類の頭蓋を比較検討した。その結果、この三種の、いわば三様の適応パターンが頭蓋から検出されたといえる。その変異のパターンは、主として食餌とロコモーションから影響されたと思われるものが多か

った。しかし、アジア地域だけで数十種を数えるほどに多様化したリス科の適応パターンは検討の進んだ種以外でも多様に生じていることが推察される。また仮にロコモーションや食性に限ったとしては、頭蓋以外の形態に現われる形態学的適応は非常に多彩であることが予測される。そのため頭蓋以外の骨形態や軟部構造を用いた、同地域のリス科への総合的検討は、今後の課題として残されている。

Ⅷ 要約・Summary

本研究計画は、あまりにも複雑に分化・多様化を遂げたインドシナおよびスンダシェルフ産リス科に対して、単に系統関係というばかりでなく、形態学的適応に総合的に踏み込んだ先導的な計画であるといえる。解析のとくに進んだ種は、ホオアカカオナガリス、ハイガシラリス、クロオオリスの三種である。これらの種は各地の自然史博物館に比較的標本数の揃った種ではあるが、この3種においてだけでも、種内の適応様式はきわめて複雑であった。頭蓋の適応パターンとしては、食性の相違により、眼窩位置の変異、内臓頭蓋の伸長、歯列の骨計測学的変異などが起きていることが推察された。またロコモーションに関しても、両眼視領域の多少が両眼窩間距離に反映し、また発達した咬筋に対応して下方視界の確保が、神経頭蓋の角度において適応的変異として現われている可能性が示された。本結果は、複雑なインドシナとスンダシェルフ地域のリス類の適応様式に取り組んだものとして意義深いものであるが、なお同地域に多数分布するリス科各種の形態学的適応の問題は完全に解決しているわけではなく、将来にわたり、同様の研究戦略が維持されることが必要である。

This research project tried to examine not only phylogenetic relationships but also the morphological adaptation in the sciuridae species that has been diversified in Indochinese and Sunda-Shelf Regions. Especially we detailed the red-cheeked, gray-bellied and black giant squirrels with many specimens in natural history museums. The three species showed the complicated patterns of the morphological adaptations. We confirmed the change of the orbit positions, the elongation of the splanchnocranium, the osteometrical variation of the row of the teeth that have been influenced by the adaptation of diet in each population. We also suggest that the angle of the neurocranium has been changed for the ventrally visual sense from branches in arboreal species and populations. The results are important since the works have dealt with the diversified adaptational patterns in the sciuridae species of Indochinese and Sunda-Shelf Regions. The complicated problems of the adaptation has remained unclear, we should the research projects on the subjects in the future.

参考文献

- Endo, H., J. Kimura, T. Oshida, B. J. Stafford, W.
Rerkamuaychoke, T. Nishida, M. Sasaki, A. Hayashida and Y.
Hayashi.
Geographical and functional-morphological variations of the
skull in the gray-bellied squirrel
J. Vet. Med. Sci. 66(3): 277-282. (2004A).

Endo, H., J. Kimura, T. Oshida, B. J. Stafford, W.
Rerkamnuaychoke, T. Nishida, M. Sasaki, A. Hayashida and Y.
Hayashi.

Geographical variation of skull size and shape in various
populations in the black giant squirrel

J. Vet. Med. Sci. 66(10) 1213-1218. (2004B).

Endo, H., J. Kimura, T. Oshida, B. J. Stafford, W.

Rerkamuaychoke, T. Nishida, M. Sasaki, A. Hayashida and Y.
Hayashi. Geographical variation and its functional

significances of skull morphology in the red-cheeked squirrel

J. Vet. Med. Sci. 65(11): 1179-1183. (2003).

Endo, H., Kimura, J., ほか 4 名

Functional morphology of the mastication muscles in the lesser
and greater mouse deer

J. Vet. Med. Sci. 64 (10): 901-905. (2002A).

Endo, H., Hayashi, Y., ほか 5 名

Localization of the cytochrome P450 side-chain cleavage
enzyme in the inactive testis of the Naked Mole-Rat
(*Heterocephalus glaber*).

Zool. Sci. 19 (6): 673-678. (2002B).

Hirai, H., Endo, H., ほか 4 名

Cytogenetic differentiation of two sympatric tree shrew taxa
found in the southern part of the Isthmus of Kra.

Chromosome Research 10: 313-327. (2002C)

Endo, H., Kakegawa, K., ほか 5 名

Musculoskeletal system of the neck of the polar bear (*Ursus maritimus*) and the Malayan bear (*Helarctos malayanus*).

Ann. Anat.183(1): 81-86. (2001A).

Endo, H., Sasaki, M., ほか 3 名

Functional morphology of carpal bones in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*).

J. Anat.198 (2) : 243-246. (2001B)

Endo, H., Sasaki, M., ほか 4 名

Radial sesamoid bone as a part of the manipulation system in the lesser panda (*Ailurus fulgens*).

Ann. Anat.183 (2): 181-184. (2001C).

Endo, H., Sasaki, M., ほか 3 名

Muscle architecture of the elongated nose in the Asian elephant (*Elephas maximus*).

J. Vet. Med. Sci. 63 (5): 533-537. (2001D)

Endo, H., Sasaki, M., ほか 4 名

Anatomy and histology of the stomach in a pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*).

Mammal Study 26 (1): 53-60. (2001E)

Sasaki, M., Endo, H., ほか 6 名

The structure of the masseter muscle in the giraffe (*Giraffa camelopardalis*).

Anat. Hist. Embryol.30: 313-319. (2001F)

Endo, H., Satoh, K., Stafford, B., ほか 2 名.

Morphological adaptation of the masticatory muscles and related apparatus in Asian and African Rhizomyinae species.

Mammal Study 26 (1): 101-108. (2001G)

Oshida, T., Endo, H., ほか 3 名

Molecular phylogeny of five squirrel species of the genus Callosciurus (Mammalia, Rodentia) inferred from cytochrome b gene sequences.

Mammalia 65 (4): 473-482. (2001H)

Oshida, T., Lin, L. K., Yanagawa, H., Endo, H. and Masuda, R.

Phylogenetic relationships among six flying squirrel genera, inferred from mitochondrial cytochrome b gene sequences.

Zool. Sci. 17 (6): 485-489 (2000A).

Sasaki, M., Endo H., Hayashi. Y., ほか 4 名

Adaptation of the muscles of mastication to the flat skull feature in the polar bear (*Ursus maritimus*).

J. Vet. Med. Sci. 62(1): 7-14. (2000B).

Endo, H., Nishiumi, I., ほか 8 名

Osteometrical skull character in the four species of tree shrew.

J. Vet. Med. Sci. 62 (5): 517-520. (2000C)

Endo, H., Hayashi, Y., ほか 4 名

Geographical variation of mandible size and shape in the Japanese wild pig (*Sus scrofa leucomystax*).

J. Vet. Med. Sci. 62(8): 815-820. (2000D).

Sasaki, M., Endo, H., Hayashi, Y., ほか 3 名

The superficial layer of the *Musculus masseter* and the well-developed process of the maxilla in the tiger *Panthera tigris*.

Mammal Study 25(1): 27-34. (2000E)

Endo, H., Hayashi, Y., Yamagiwa, D., ほか 4 名

CT examination of the manipulation system in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*).

J. Anat. 195 (2): 295-300 (1999A).

Endo, H., Makita, T., Sasaki, M., ほか 3 名

Comparative anatomy of the radial sesamoid bone in the polar bear (*Ursus maritimus*), the brown bear (*Ursus arctos*) and the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*).

J. Vet. Med. Sci. 61 (8): 903-907 (1999B).

Endo, H., Taru, H., ほか 4 名

MRI examination of the masticatory muscles in the gray wolf (*Canis lupus*), with special reference to the *M. temporalis*.

J. Vet. Med. Sci. 61 (6): 581-586 (1999C).

Endo, H., Sasaki, H., ほか 4 名

CT Examination of the head of Baikal seal (*Phoca sibirica*).

J. Anat. 194 (1): 119-126 (1999D).

Endo, H., Yamagiwa, D., ほか 4 名

Role of the giant panda's 'pseudo-thumb'.

Nature 397(6717): 309-310 (1999E).

Endo, H., Sasaki, H., ほか 4 名

Macroscopic observations of the muscles of the face and eye in the Baikal seal (*Phoca sibirica*).

Mar. Mamm. Sci. 14 (4): 778-788 (1998A).

Endo, H., Sasaki, H., ほか 4 名

Functional relationship between muscles of mastication and the skull with enlarged orbit in the Baikal seal (*Phoca sibirica*).

J. Vet. Med. Sci. 60 (6): 699-704 (1998B).

Satoh, K.

Mechanical advantage of area of origin for the external pterygoid muscles during in two murid rodents, *Apodemus speciosus* and *Clethrionomys rufocanus*.

J. Morphol. 240 (1): 1-14. (1999).

Satoh, K.

Balancing function of the masticatory muscles during incisal biting in two murid rodents, *Apodemus speciosus* and *Clethrionomys rufocanus*.

J. Morphol. 236 (1): 49-56. (1998).

Satoh, K.

Comparative functional morphology of mandibular forward movement during mastication of two murid rodents, *Apodemus speciosus* (Murinae) and *Clethrionomys rufocanus* (Arvicolinae).

J. Morphol. 231 (2):131-141. (1997).