

## 反復説の一理解——長鼻類の頭蓋を例として——

犬塚 則久\*

## はじめに

ヘッケルの反復説は「個体発生は系統発生をくり返す」という命題として、簡単に表現されている。しかし、実際の研究現場では、具体的に、何が、どのように反復するのか、が示されなければ、この考えを応用することはできない。個体発生の各段階の形態は、その先祖の各段階の形態をそのまま反復するわけではないからである。

筆者はかつて、*Palaeoloxodon naumanni* (ナウマンゾウ) の系統復元にあたって、長鼻類全体の系統発生と、現生の *Elephas maximus* (アジアゾウ) の個体発生(成長段階)とを比較した。そして、反復するのは各段階の個々の形態ではなく、その形態が時間とともにどのように変化していくか、すなわち、「形態変化の方向性」である、という理解に達し、これに基いて *Palaeoloxodon* 属および *P. naumanni* の分化を解明した(犬塚, 1977)。

そこで小論では、反復説が「個体発生上の形態変化は系統発生上の形態変化の方向にそって進行する」という命題に表わされることを改めて提唱したい。

## 材料と方法

このために、具体例として長鼻類の頭蓋を用いる。その理由は、1) この目では系統発生の初期段階からの化石が比較的よく知られている、2) 個体発生に関しては、大型獣であるために、生後も成体になるまでに形態変化が著しい、という形態変化をみるうえでの利点があるからである。

系統発生をあらわす材料としては、長鼻類のうち、傍系とされる進化の第1段階の *Moeritherium* をのぞき、第2段階の *Phiomia*、第3段階の *Gomphotherium* と *Stegolophodon*、そして、第4段階のゾウの代表として、成長段階を筆者が直接調べることできた *E. maximus* を用いている。*Stegolophodon* はゾウ科の共通先祖とされる *Stegotetabelodon* の頭蓋が知られていないので、その代用である。

個体発生の材料としては、この *E. maximus* と、化

石で各成長段階が知られている別系統の *Stegodon orientalis* (トウヨウゾウ) (Osborn, 1942) を用いている。

これらの成長段階は、おもに使用されている臼歯によって示し、*E. maximus* では若いほうから順に第3乳臼歯(P3)、第4乳臼歯(P4)、第1大臼歯(M1)、第2大臼歯(M2)、*S. orientalis* では同様に、P3、P4、M2、第3大臼歯(M3)である。以下、各成長段階はこの符号で表わす。

各頭蓋の図は、個体発生・系統発生ともに、形態変化が最もよく現われる側面観を採用している。各図の大きさは、形態変化に注目するために、ほぼ統一して描いてある。また、個々の特殊化した部位ではなく、全体としてのプロポーションの変化や、とくに伸長・短縮・傾斜・湾曲がどの部位で著しいか、をわかりやすく示すために、直交座標を重ね、座標変換をおこなっている。

これらの図では、個体発生と系統発生の比較の便宜上、いずれも最終段階の形態に直交座標を重ね、個体発生および系統発生上の変化を遡行するように変換している。したがって、個体発生および系統発生上の経時的な形態変化の方向性を表現するには、初期および中間段階の座標形態が、最終段階の直交座標形態とどう異なるかを図からよみとり、そのあとで、それぞれの形容を逆転させればよい。

## 長鼻類の系統発生にみられる形態変化の方向性

図1の右側には、*Phiomia* から *Elephas* にいたる4段階の長鼻類の頭蓋の側面観を示してある。これらの図から把握された系統発生上の形態変化の方向性を以下に列挙する。

(1) 直交座標の経線(たて軸)は系統発生につれて傾斜が急になる。しかも直線状ではなく、はじめは頭蓋中央部でS字状を呈するので、*Phiomia* では前後に長く、上下に低かった頭蓋が、単純に前が下がるように回転したのではなく、目(眼窩)と耳(外耳孔)の位置関係を保ったまま、切歯部が後下方に回転し、脳頭

蓋が前上方にむかって拡大してきた、といえる。こうして、頭蓋は全体として、前後に短く、上下に高くなる。

(2) 鼻骨から頭頂にかけての前頭部は、*Phiomia* では経線や緯線（よこ軸）の線と線の間隔がのびて、鈍角三角形にゆがんでいる。したがって、前頭部は系統発生とともに短縮してくる。

(3) いっぽう、後頭顆から頭頂にいたる後頭部は、*Phiomia* では経線や緯線がこみあっているが、*Gomphotherium*, *Stegolophodon* と進むにつれて、しだいにその間隔を広げている。したがって、後頭部は系統発生とともに拡大、膨張している。

(4) 鼻骨から切歯の歯槽部にかけての顔面部は、*Phiomia* では経線が後傾して凹湾し、緯線が収れんしている。いっぽう、頭蓋中央部では、経線の間隔にくらべて、緯線の間隔が長い。*Elephas* にむかうにつれて、顔面部の経線の傾きは減少し、緯線の収れんは弱まり、中央部のたて長の長方形は正方形に近づいてくる。

したがって、時間とともに顔面部は垂直に近づき、頭蓋中央部に比べて相対的に伸びが著しい。また、顔面中央部、とくに眼窩の周辺が前に突出する傾向も認められる。

(5) 眼窩下縁から外耳孔にかけて横走する頬骨弓の付近は、*Phiomia* と *Gomphotherium* では、緯線が下に凹湾する。また、眼窩に対する頬骨弓の前端の位置は、しだいに上昇する。ただし、*Stegolophodon* では、これとは逆の傾向をしめし、後部に対して前部が著しく下降する特徴が加わっている。

頬骨弓自体の形状を比較すると、*Phiomia* で頬骨弓の前部の下方湾曲があり、*Elephas* にむかって、頬骨弓自体が直線状になる傾向がある。また、頬骨弓は系統発生とともに、その太さを減らしている。

(6) 頬骨弓の下方にある臼歯の歯槽部は、*Phiomia* では経線と緯線のなす四辺形が著しく上下に扁平化して、前下方にのびている。この形は *Stegolophodon* までほぼ共通しており、*Elephas* では側頭部に匹敵する広がりを見せている。すなわち、臼歯歯槽部は後下方に転位し、*Elephas* になってはじめて急速に上下の高さを増している。

(7) 頭蓋の前下方にのびる切歯の歯槽部は、*Phiomia* では緯線がほぼ垂直に走り、互いの間隔が狭い。*Elephas* にむかうにつれて、緯線の傾斜は緩やかとなり、経線が急になってくる。したがって、系統発生とともに、頭蓋全体と同様、切歯歯槽は傾斜が急になる傾向がある。

なお、切歯歯槽の太さは、切歯の太さの反映であるが、相対的にみると、*Phiomia* から *Gomphotherium* で

拡大し、以後はそれほど変化していない。また、切歯歯槽の相対的な長さは、*Phiomia* から *Stegolophodon* までそれほど変わらず、*Elephas* で急にのびている。

#### アジアゾウの個体発生にみられる形態変化の方向性

図1の左側には現生の *E. maximus* の頭蓋の生後の個体発生上の4段階を示してある。ここから得られた個体発生にみられる形態変化の方向性を以下に列挙する。

(1) 頭蓋中央部を縦走する経線は、P3ではS字状を示し、その上部と下部が後方に傾く。したがって、成体になるまでに、頭蓋上部は前上方に拡大し、頭蓋下部は後下方に湾曲する。P4、M1段階では、必ずしもP3と成体(M2)との中間的な形状を示してはいない。これは幼体や若い個体では区別がつけにくい亜種の差によるものか、個体差によるものかもしれない。

(2) 前頭部はP3では、経線・緯線とも間隔が広がり、両者は前頭面とともに鈍角三角形を示す。P4、M1と成長するにつれて、この部位は成体の形状に近づく。したがって、前頭部は成長とともに短縮する傾向がある。

(3) 頭頂よりやや後方にあたる後頭上部は、P3では、経線・緯線ともこみあっており、ことに緯線の間隔が狭い。P4、M1と進むにつれて、緯線の間隔は広がり、M1までは上に凹湾していた緯線がM2では直線となる。したがって、後頭上部は成長とともに高さを増し、成体になると、頭頂部が前後に伸びる。

(4) 顔面部は、P3では経線が前にむかって強く凹湾し、眼窩部では後に傾いている。P4、M1と成長するにつれて、この経線の湾曲は弱まり、眼窩部の経線も垂直に近づく。したがって、顔面は成長とともに相対的な長さを増し、とくに、眼窩は前突し、その上下軸は前傾する傾向がある。なお、眼窩部の緯線の間隔は、P3からM2にいたるまで大差がないので、頭蓋全体に対する眼窩の大きさは、年齢にかかわらずほぼ一定である。

(5) 後眼窩突起上方から外耳孔をへて後頭顆にいたる緯線は、P3では前が下がり、後が上がっているが、M1ではその傾斜が緩やかとなる。したがって、成長とともに後頭顆の相対的位置は下降する傾向にある。

(6) 臼歯歯槽部の経線は、P3では前下方に斜走している。P4、M1となるにつれて垂直に近づくので、臼歯歯槽は成長とともに後方に転位する傾向がある。ちなみに、緯線の間隔には成長による差が少ないので、臼歯歯槽の相対的な高さは、年齢にかかわらずほぼ一定である。

(7) 切歯歯槽部における経線はP3では傾き、緯線の間隔は狭い。経線の傾斜はM1までつづき、M2で垂

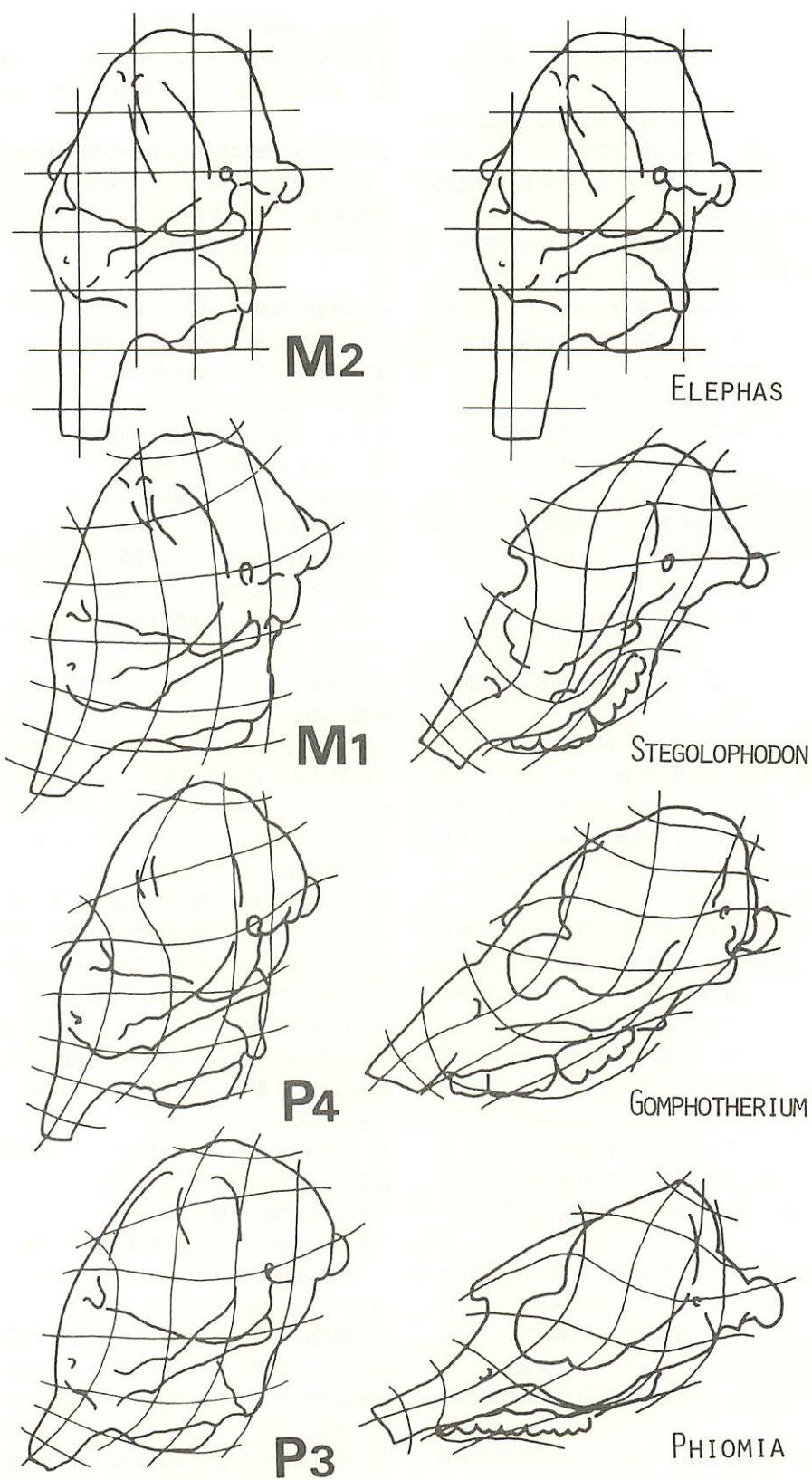


図1 長鼻類の頭蓋の左側面観における形態変化 左：*Elephas maximus*の個体発生 右：系統発生

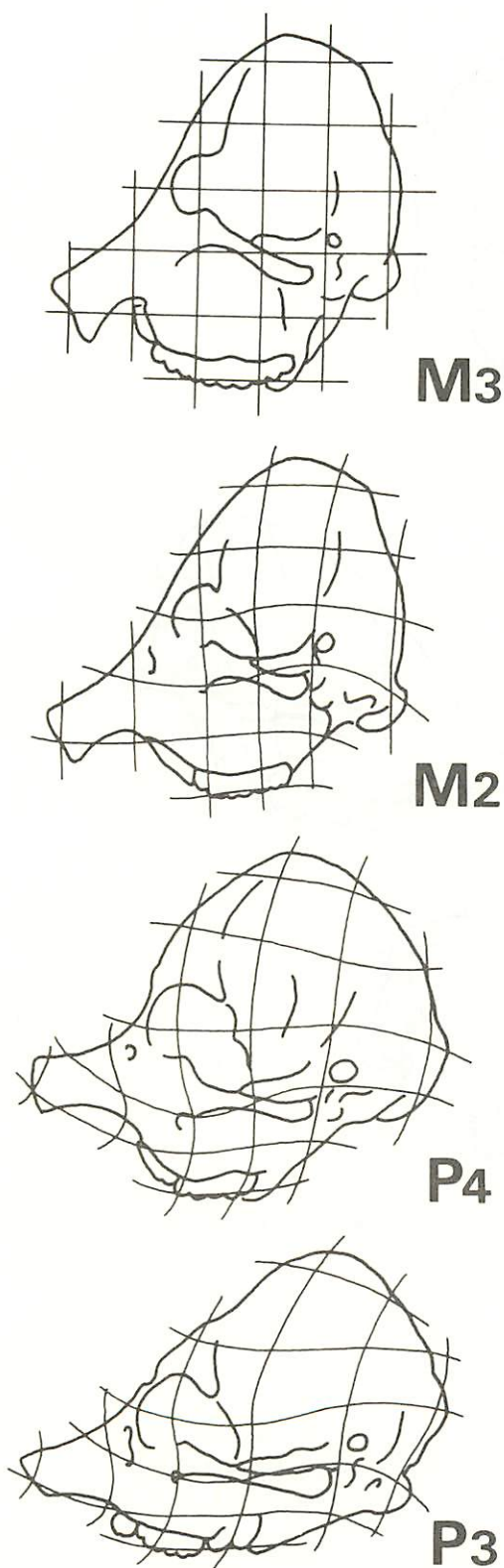


図2 *Stegodon orientalis* の頭蓋の左側面観における  
個体発生上の形態変化。

直となる。緯線の間隔は M 2 にいたるまで、しだいに増大する。したがって、切歯歯槽は成長するにつれて、傾斜を強め、相対的に長くなる。

トウヨウゾウの個体発生にみられる形態変化の方向性

図2は *S. orientalis* の頭蓋の個体発生上の4段階をしめす。ここから得られた個体発生上の形態変化の方向性を以下に列挙する。

- (1) 頭蓋中央部を縦走する経線は P 3 では S 字状を示す。また、P 3 では全体として経線の間隔が広く、緯線の間隔が狭いので、成体の直交座標でしめされる正方形は横長の四辺形となっている。これらの特徴は、P 4、M 2 と徐々に M 3 の形に近づいている。したがって、頭蓋は全体として、前後に短く、上下に高くなり、上部が前上方へ拡大し、下部が後方に転位する傾向がある。
- (2) 前頭部は P 3 では、とくに緯線の間隔が広い。M 2 では成体に近い間隔を示すので、成長の初期に前頭部の上下方向の短縮が生じている。
- (3) 後頭の中央部は、P 3 で線がこみあっている。P 4 以降にはその傾向は認められない。したがって、P 3 から P 4 にかけて後頭部の拡大がある。
- (4) 眼窩下縁から外耳孔にかけて横走する頬骨弓にそう緯線は、P 3 では前で下に凸、後で上に凸の波状を呈する。この形は M 2 までひき続いている。したがって、*S. orientalis* では、幼体では水平的な頬骨弓が、成体になると、前上がり（後下がり）に回転する傾向がある。
- (5) 臼歯歯槽部は P 3 では緯線の間隔が狭く、P 4、M 2 とすすむにつれて増大する。また、経線の傾きは P 4 までみられる。したがって、臼歯歯槽は成長とともに高さを増す傾向があり、成長の初期には後方転位も認められる。
- (6) 切歯歯槽部は、P 3 と P 4 では、経線の上方向への湾曲がみられる。M 2 ではこの傾向はゆるやかになる。したがって、切歯歯槽の下方への傾斜が、成長につれて強まることを示している。

#### 個体発生と系統発生との対応

以上のように、長鼻類の頭蓋で個体発生と系統発生とを比較すると、各段階の経線や緯線のなす形にまったく等しいものはみられない。しかし、一部の経線や緯線のなす形や、頭蓋の一部分にかぎると、時間の経過とともに変わる形態変化の方向性に共通点の多いことがわかる。

すなわち、*E. maximus* の個体発生上の方向性のうち、つぎの6点は系統発生上の方向に一致している。

- (1) 頭蓋全体が前後に短く、上下に高くなる。

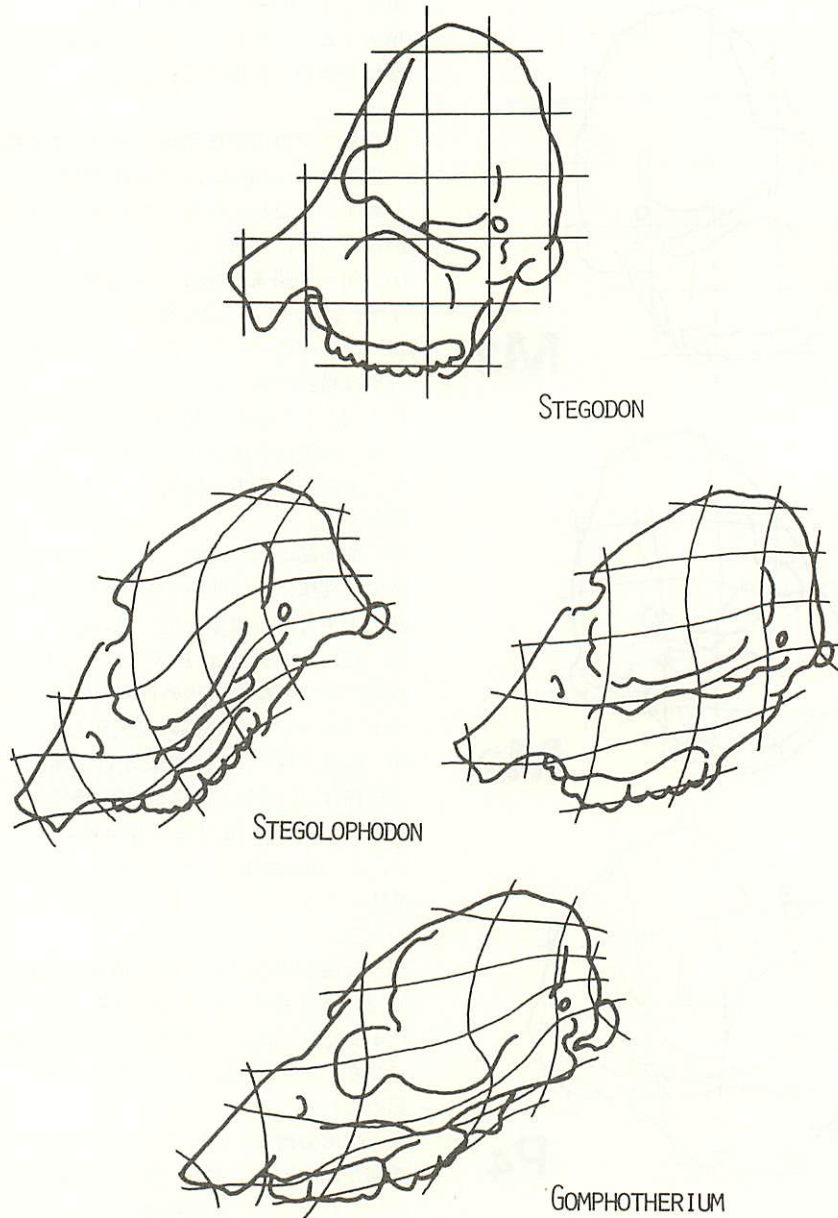


図3 *Gomphotherium* から *Stegodon* にいたる頭蓋の左側面観における系統発生上の形態変化。

- (2) 前頭部が上下に短縮する。
- (3) 後頭部が伸長して、膨隆する。
- (4) 顔面が伸長し、顔面中央部が前に突出する。
- (5) 臼歯歯槽部が後方に転位する。
- (6) 切歯歯槽部が伸び、傾きが強まる。

また、*S. orientalis* の個体発生上の方向性のうち、つぎの5点は系統発生上の方向性に一致している。

- (1) 頭蓋全体が前後に短く、上下に高くなる。
- (2) 前頭部が上下に短縮する。

- (3) 後頭部が拡大して、前方に転位する。
- (4) 臼歯歯槽部が後方に転位し、上下に高くなる。
- (5) 切歯歯槽部の傾きが強まる。

したがって、個体発生の過程で生じるこれらの形態変化は、系統発生にみられる形態変化の方向性にそって進行している、と結論される。

もちろん、系統発生上の形態変化が、すべて個体発生の過程で生じるわけではない。たとえば、系統発生上にみられるつぎの3つの傾向は、*E. maximus* では

認められない。

- (1) 頬骨弓の下方湾曲が減少する。
- (2) 頬骨弓の前部が上昇する。
- (3) 臼歯歯槽部が上下に高くなる。

また、この系統発生図には認められない個体発生上の形態変化もある。たとえば、*E. maximus* の後頭顆が成長につれて相対的に下がる傾向などである。これは、*Elephas* 属や *maximus* という種独自の形態形成が、その系統発生末期の短期間に新たに付加されたために、目全体の系統発生には現われていないのかもしれない。

とはいえ、方向性のある個体発生上の大多数の形態変化は、系統発生においても変化しており、しかも、その方向は両者で一致している、といえよう。

#### 系統復元への応用例

形態変化の方向性という観点が、実際にどのように役立つかを示す意味で、応用例として、*Stegodon* の系統を検討してみた。

樽野 (1985) は臼歯の形態を用いて *Stegodon* と *Stegolophodon* を識別し、その系統関係を論じた。それによると、従来、日本産の *Stegolophodon* とされたものは *Eostegodon* という別属であり、この *Eostegodon* のほうが *Stegodon* の祖先型である、とされている。

そこで小論では、頭蓋の系統発生上の形態変化の方向からこの見解を検証する。すなわち、*Stegodon* の頭蓋は *Gomphotherium* から *Stegolophodon* をへて形成された形態か、それとは別の系統をたどったか、である。

図3には、*Stegodon* を代表して *S. orientalis* の頭蓋

に直交座標を重ね、祖先型の *Gomphotherium* と *Stegolophodon* でそれぞれ座標変換している。もし、*Stegolophodon* をへて *Stegodon* が形成されたものならば、*Stegolophodon* の経・緯線は、*Gomphotherium* と *Stegodon* のほぼ中間型を示すはずである。

そこで、*Stegodon* と *Gomphotherium* の座標の中間点の座標をプロットし、これらの点を結んで経・緯線とし、それに合致する頭蓋形態を、実際の *Stegolophodon* に似せて描いたのが、中段右の図である。

中段左の *Stegolophodon* と、右側の想定された *Stegodon* の祖先型とを比較すると、経線の湾曲の向きと傾斜の程度、緯線の湾曲の程度と分布密度に大きな差異が認められる。

したがって、*Stegolophodon* は、*Stegodon* への進化の途上にある形態というよりは、独自に別方向に特殊化を強めた系統である、と見なしてよい。将来、*Eostegodon* の完全な頭蓋が発見されて、この仮想的祖先型に類似していれば、樽野 (1985) の見解が頭蓋の形態からも支持されることになる。

#### 文献

- 犬塚則久, 1977: ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) の起源について——頭蓋の比較骨学的研究——地質雑, 83, 639-655.
- Osborn, H. F., 1942: Proboscidea. 2, Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- 樽野博幸, 1985: ステゴドンとステゴロホドン——識別と系統的關係——(哺乳類: 長鼻目). 大阪自然史博物館研究報告, 38, 23-36.

(1989年1月17日受理)