

哺乳類頬歯からの食性復元

山田英佑*

Dietary reconstruction based on cheek teeth of mammals

Eisuke Yamada*

Abstract

The food habits of terrestrial mammals are closely related to their habitats. Therefore, the dietary reconstruction of fossil mammals provides various kinds of ecological information in addition to information pertaining to their diet. The cheek teeth of mammals have been one of the most important materials for these studies. Recently, two methods have been developed for the dietary reconstruction of mammals from their cheek teeth. The first method is mesowear analysis, which is based on the observation of the shape of the cusp that is worn during mastication. This method is especially suitable for dealing with a large number of herbivore fossils. The second method is three-dimensional microwear analysis. This method quantifies the size and shape of the micro-level scars remaining on the surface of the tooth enamel as indicators of the food habits of mammals.

This paper reviews the methodologies of dietary reconstruction of mammals based on their tooth wear patterns, and reports the new insights obtained from these methods.

Key words: tooth wear, dietary reconstruction, mesowear, microwear

1. はじめに

現生の植物食動物の食性は、主に消化器官の解剖学的特徴からグレイザー（草本食）、ブラウザー（木本葉・果実食）、および中間型（どちらにも適応可能）の3つに類型化されている（Hofmann and Stewart 1972）。この3食性が生息地域の気候や植生を反映することが明らかになると（Bell 1970; Jarman 1974）、化石動物でも食性を通じた古環境推定が盛んに試みられるようになった。なかでも歯は、堆積後の変質作用を受けにくいことから（Quade et al. 1992; Wang and Cerling 1994）、有用な研究試料として早くから注目されてきた。

現在のウマ科動物などにみられる高歯冠歯（hypsodont tooth）は、従来から、中新世末期に急拡大した草原環境への適応形質と考えられてきた（たとえば、Simpson 1951）。その後、歯冠高と幅や前後長との比率から食性の傾向がブラウザーとグレイザー

のどちらにより近いのかを推定できるようになると（Janis 1988）、その簡便さから大規模気候変動の生物学的な指標などとして用いられているようになった（Fortelius et al. 2002）。また、木本類をはじめとする植物と熱帯性イネ科などの草本類とで大気から取り込む炭素の安定同位体比が異なることが明らかになると（Bender 1971; O'Leary 1988）、頬歯のエナメル質中の炭素組成から食性を推定する研究が盛んになった（鶴野ほか 2015）。

2. メゾウェア解析とマイクロウェア解析

歯は食物の咀嚼を担う器官であることから、その磨耗状態に注目した食性推定法がある。このうちメゾウェア解析（mesowear analysis; Fortelius and Solounias 2000）は、頬歯咬頭の起伏（Occlusal Relief）と尖度（Cusp Shape）の2つの巨視的な磨滅形状（mesowear）に基づき、食物の物理的性質を推定す

2018年12月25日受付，2019年8月23日受理

*山梨県立博物館 〒406-0801 山梨県笛吹市御坂町1501-1

Yamanashi Prefectural Museum, 1501-1 Misaka-cho, Fuefuki, Yamanashi 406-0801, Japan

E-mail : yamada-abcc@pref.yamanashi.lg.jp

る(図1)。一般に、グレイザー傾向が強い集団であるほど咬頭の鈍化が進行することが知られている(Fortelius and Solounias 2000; Louys et al. 2011)。当初、本手法の対象試料は上顎第二大臼歯に限定されていたが、現在、ウマ科動物では上下顎の第四小臼歯、第一、第三大臼歯(Kaiser and Solounias 2003; Kaiser and Fortelius 2003)、また偶蹄類では上顎第三大臼歯(Franz-Odenaal and Kaiser 2003)および下顎大臼歯の舌側咬頭にも適用されている(Fraser et al. 2014)。メゾウェア解析は、生息環境の違いに応じた種内の食性変異や(Yamada 2012; Kubo and Yamada 2014)、同一地域内における種間の“食い分け”を識別できることから(Yamada 2013)、生息地域間比較や化石群集に対する網羅的解析を行う際、特に有効である(Yamada et al. 2016)。

一方、マイクロウェア解析(microwear analysis)は、食物の咀嚼に伴い歯のエナメル質表面に残された微細なキズ(microwear)を顕微鏡下で観察し、その特徴や出現頻度を現生動物と比較することで食性を復元する。本手法は、主に線状のキズ(scratch)と陥没状のキズ(pit)の2つに注目する(図2)。このうち前者は、その方向性が顎運動方向を反映するとして特に絶滅動物の咀嚼様式の推定に利用されてきた(たとえば、Simpson 1926; Grine 1977)。その後、種子など硬い(hard)食物を摂食する個体ではpitが卓越し、草本など丈夫(tough)な食物を主食とする個体ではscratchが卓越すること、一方で柔らかい(soft)食物をすりつぶす際にもpitが形成されることなどが明らかとなり、食性推定への応用が進んだ

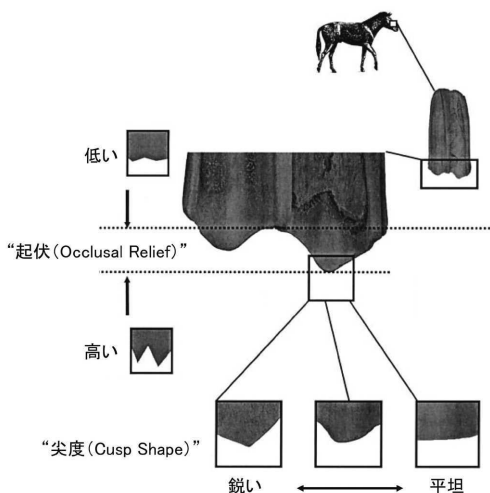


図1. メゾウェア解析に用いる形態データ(Kaiser and Fortelius 2003を改変)。ウマ科の右上顎臼歯の頬側面観。

(たとえば Walker et al. 1978; Teaford and Walker 1984)。走査型電子顕微鏡などによる二次元画像観察のほか、近年は共焦点顕微鏡で計測した対象物表面の三次元形状データを解析する研究例が急増している。

三次元データの解析法には現在、2つの規格が提唱されている。このうち Dental Microwear Texture Analysis (DMTA) は、頬歯咬合面の三次元形状データを一定のスケールの面に細分化したのち、水平投影面積に対する表面積の比率や、方向性を持った形状の均一性を食性の指標とする(Scott et al. 2005)。本手法はデータの集積が進み、多様な分類群のデータが解釈可能となった(山田ほか 2017)。もう一方は国際標準化機構(ISO)の規格を適用した Surface Texture Analysis (STA) である(Schulz et al. 2010, 2013; Purnell et al. 2012)。工業分野では製品の表面に見られる微細な凹凸を“表面粗さ”と表現し、これを数値管理するための統一規格として ISO25178 が提唱されている。この規格は基本的には、測定領域内の平均面の高さに対する各点のバラツキを計算することで表面粗さを定量化する(ISO 25178-2)。STA は従来のマイクロウェアを“表面粗さ”と見立て、ISO25178 に準拠して定量化し、食性との統計学的な関連性を探索する。筆者らは STA による現生ニホンジカの種内比較を行い、草本の消費割合が高い集団ほど臼歯表面の凹凸がより激しく、特に凹部の容積増加が著しいことや、筋目などの規則性をもつことを明らかにした。これらの結果は実際の標本画像と整合的であり、各パラメータが scratch や pit に相当する表面形状を検出できることが示唆された(Kubo et al. 2017)。

マイクロウェア解析は化石研究だけでなくヤギ・ヒツジの識別や(Mainland et al. 1998)、ブタの飼育環

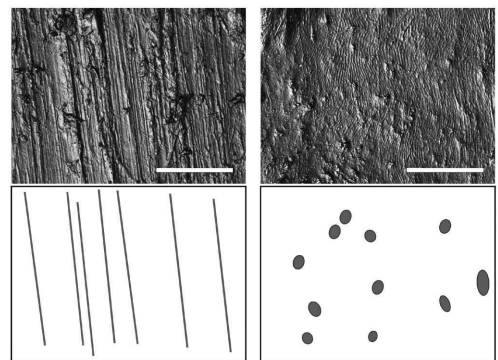


図2. 現生のニホンジカ頬歯エナメル質表面拡大画像(上段)と、マイクロウェアのイメージ図(下段)。上下左図: グレイザー食性個体の歯で典型的に見られる scratch, 上下右図: ブラウザー食性個体の歯で典型的に見られる pit。スケール100 μm。

境推定 (Ward and Mainland 1999) といった動物考古学研究にも適用されている。筆者らも、家畜ブタの起源と伝播経路の理解に資する知見の獲得を目指して研究を進め、野生イノシシと、捕獲後に屋内で飼育したイノシシでは、前者の歯の方が凹凸の激しい表面形状を持つことを明らかにした。一方で、野生イノシシの集団間においても凹凸の値には有意な違いがみられたことから、より高精度な復元を可能にするため、さらなるデータの充実化を図る必要が明らかとなった (Yamada et al. 2018)。なお、近年の ISO 演算ソフトウェアには DMTA に用いられるパラメータをも算出できるものがあり (Mountain Map)、両手法の垣根は取り除かれつつある。

3. 歯を用いた食性推定法の課題と展望

両手法に共通する課題は、解析の基礎となる三次元座標データの測定条件を統一することである。たとえば ISO25178 は“表面粗さ”の測定における標準条件を提示せず、目的に応じて、それぞれの利用者が決めることを求めている。筆者らの経験則では、測定表面の高低差が $0.1 \mu\text{m}$ 以下の場合が多いマイクロウェアの形状を測定する場合、光の乱反射による測定誤差を抑え込むため倍率50倍から100倍の対物レンズを設置することが望ましい。また測定領域は、ISO25178のパラメータを採用する場合、測定したい形状、すなわち従来の scratch や pit が少なくとも10個以上入る程度の正方形の視野を確保する必要がある。これは、正方形でない一部のパラメータが算出されないためであり、長方形でも解析自体は可能である。こうして得られた全データを解析するのが理想だが、実際には、さまざまな要因で本来の形状を反映していない三次元座標、いわゆるノイズが発生することが多い。このノイズは、高低差や表面積等、パラメータの算出結果に大きな影響を与える可能性があるため事前に除去しておく必要がある。しかし、ノイズだけを抽出する方法論は本稿執筆の時点では確立されていない。今後、分析機器や、取得したデータからノイズを認識し除去する統計学的フィルタ処理方法など、三次元マイクロウェアの研究者間で統一が必要である。このうちフィルタ処理の手順については Arman et al. (2016) が様々な組み合わせをテストした結果を提示しており、今後のモデルケースとなる可能性がある。また、マイクロウェアは物理的・化学的風化作用を受けると消失する傾向をもち (King et al. 1999)、化石試料を分析する際は保存状態に留意が必要である。

以上、本稿では筆者らが取り組んできた近年の研究成果も織り交ぜつつ、哺乳類の頬歯に基づく食性推定研究史を概観した。本稿が、頬歯化石による食性復元

や、それを通じた古環境の理解に取り組む読者らにとり、各手法の特性を理解し、目的に応じた手法を選択する際の一助となれば幸いである。

謝辞

仲谷英夫氏 (鹿児島大学) には、2018年の化石研究会総会にて歯に基づく食性推定の研究成果を発表し、さらにその一部をまとめ本稿として公表する機会をいただいた。本研究の遂行にあたり、久保麦野氏、久保泰氏 (東京大学)、甲能直樹氏 (国立科学博物館) には、共同研究者として所有器材の使用および分析結果の議論などで多大なる支援を賜った。遠藤秀紀氏 (東京大学総合研究博物館)、江田真毅氏 (北海道大学総合博物館)、林良博氏、川田伸一郎氏 (国立科学博物館)、西本豊広氏 (伊達市噴火湾研究所)、石井和明氏 (有限会社 石井牧場)、本郷一美氏 (総合研究大学院大学)、林光武氏 (栃木県立博物館)、落合啓二氏 (千葉県立中央博物館、当時) ほか多くの方々には、ご蔵資料の調査にご協力いただいた。以上の方々に深く御礼申し上げる。なお、本研究における調査の一部は、笹川科学研究助成 (27-633) ならびに JSPS 科研費 (26800267, 13J10506, 17340156, 15K05333) の助成を受けて行われた。

引用文献

- Arman SD, Ungar PS, Brown C, DeSantis LRG, Schmidt C, Prideaux GJ (2016) Minimizing inter-microscope variability in dental microwear texture analysis. *Surface Topography: Metrology and Properties* 4, 024007
- Bell RHV (1970) The use of herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. In: Watson A (ed) *Animal Populations in Relation to their Food Resources*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 111-123
- Bender MM (1971) Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of carbon dioxide fixation. *Phytochemistry* 10, 1239-1244
- Fortelius M, Solounias N (2000) Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301, 1-36
- Fortelius M, Eronen J, Jernvall J, Liu L, Pushkina D, Rinne J, Tesakov A, Vislobokova I, Zhang Z, Zhou L (2002) Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research* 4, 1005-1016
- Franz-Odenaal TA, Kaiser TM (2003) Differential mesowear in the maxillary and mandibular cheek

- dentition of some ruminants (Artiodactyla). *Annales Zoologici Fennici* 40, 395-410
- Fraser D, Zybuzt T, Lightner E, Theodor JM (2014) Ruminant mandibular tooth mesowear: a new scheme for increasing paleoecological sample sizes. *Journal of Zoology* 294, 41-48
- Grine FE (1977) Postcanine tooth function and jaw movement in the gomphodont cynodont *Diademodon* (Reptilia; Therapsida). *Palaeontologia Africana* 20, 123-135
- Hofmann RR, Stewart DRM (1972) Grazer or browser: A classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia* 36, 226-240
- ISO 25178-2 (2012) Geometrical Product Specifications (GPS)—Surface Texture: Areal—Part 2: Terms, Definitions and Surface Texture Parameters. International Organization for Standardization, Berlin, 47p
- Janis CM (1988) An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In: Russell DE, Santoro JP, Sigogneau D (eds) *Teeth revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology*, Mémoires de Musée d'Histoire naturelle du Paris, Paris, 367-387
- Jarman PJ (1974) The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48, 215-266
- Kaiser TM, Fortelius M (2003) Differential mesowear in occluding upper and lower molars: opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses. *Journal of Morphology* 258, 67-83
- Kaiser TM, Solounias N (2003) Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas* 25, 321-345
- King T, Andrews P, Basak B (1999) Effects of taphonomic processes on dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology* 108, 359-373
- Kubo MO, Yamada E (2014) The inter-relationship between dietary and environmental properties and tooth wear: Comparisons of mesowear, molar wear rate, and hypsodonty index of extant sika deer populations. *PLOS ONE* 9, e90745
- Kubo MO, Yamada E, Kubo T, Kohno N (2017) Dental microwear texture analysis of extant sika deer with considerations on inter-microscope variability and surface preparation protocols. *Biosurface and Biotribology* 3, 155-165
- Louys J, Meloro C, Elton S, Ditchfield P, Bishop LC (2011) Mesowear as a means of determining diets in African antelopes. *Journal of Archaeological Science* 38, 1485-1495
- Mainland IL (1998) Dental microwear and diet in domestic sheep (*Ovis aries*) and goats (*Capra hircus*): distinguishing grazing and fodder-fed ovicaprids using a quantitative analytical approach. *Journal of Archaeological Science* 25, 1259-1271
- O'Leary MH (1988) Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience* 38, 328-336
- Purnell MA, Seehausen O, Galis F (2012) Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes. *Journal of the Royal Society Interface* 9, 2225-2233
- Quade J, Cerling TE, Barry JC, Morgan MM, Pilbeam DR, Chivas AR, Lee-Thorp JA, Van der Merwe NJ (1992) A 16 million year record of paleodiet from Pakistan using carbon isotopes in fossil teeth. *Chemical Geology* 94, 183-192
- Schulz E, Calandra I, Kaiser TM (2010) Applying tribology to teeth of hoofed mammals. *Scanning* 32, 162-182
- Schulz E, Calandra I, Kaiser TM (2013) Feeding ecology and chewing mechanics in hoofed mammals: 3D tribology of enamel wear. *Wear* 300, 169-179
- Simpson GG (1926) Mesozoic Mammalia: IV. The multituberculates as living animals. *American Journal of Science* 11, 228-250
- Simpson GG (1951) *Horses: The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history*. Oxford University Press, New York, 131-136
- Teaford MF, Walker A (1984) Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology* 64, 191-200
- 鶴野 光, 米田 稔, 樽 創, 甲能直樹 (2013) エナメル質アパタイトを用いた炭素および酸素安定同位体比分析: 化石哺乳類の生態復元にむけて. *化石* 94, 33-43
- Walker A, Hoeck HN, Perez L (1978) Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. *Science* 201, 908-910
- Wang Y, Cerling TE (1994) A model of fossil tooth and bone diagenesis: implications of paleodiet reconstruction from stable isotopes. *Palaeogeography,*

- Palaeoclimatology, Palaeoecology 107, 281-289
- Ward J, Mainland IL (1999) Microwear in modern rooting and stall-fed pigs: the potential of dental microwear analysis for exploring pig diet and management in the past. *Environmental Archaeology* 4, 25-32
- Yamada E (2012) Mesowear analysis of the Japanese sika deer (*Cervus nippon*) in different food habits - its limitations and applicability. *Mammal Study* 37, 93-103
- Yamada E (2013) Effects of dietary differences in a sympatric habitat between Japanese serow and sika deer on environmental reconstruction as determined by mesowear analysis. *Annales Zoologici Fennici* 50, 200-208
- Yamada E, Hasumi E, Miyazato N, Akahoshi M, Watabe M, Nakaya H (2016) Mesowear analyses of sympatric ungulates from the late Miocene Maragheh, Iran. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 96, 445-452
- 山田英佑, 久保麦野, 久保 泰, 甲能直樹 (2017) 歯のマイクロウェアに基づく採食生態推定法の進展と三次元マイクロウェア形状測定. *化石* 102, 73-85
- Yamada E, Kubo MO, Kubo T, Kohno N (2018) Three dimensional tooth surface texture analysis on stall-fed and wild boars (*Sus scrofa*). *PLOS ONE* 13, e0204719