

## 総説

## 有蹄類の食性推定の現状と課題：メゾウェア解析を中心に

山田英佑

東京大学総合研究博物館

## Current trends and issues of dietary reconstruction of ungulates: Focusing on mesowear analysis

Eisuke Yamada

The University Museum, The University of Tokyo, 7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113-0033, Japan (eyamada@um.u-tokyo.ac.jp)

**Abstract.** Mesowear analysis of cheek teeth wear is one of the most effective methods in the reconstruction of paleodiet of extinct ungulates. This paper reviews previous studies of mesowear analysis with other reconstructive methods using fossil teeth. This method compares facet development on the occlusal surface of cheek teeth of the fossil specimens with those of extant ungulates to classify into three dietary food habits; grazer, browser, or mixed feeder. The mesowear analysis is relatively cheap and easy method, so it is possible to apply to a large number of fossil teeth specimens in a short period of time. Although most previous studies were focused on fossil specimens, mesowear analysis for extant species is also important for the sake of methodological improvement or basic data collection for fossil study. Applications of detailed mesowear analyses of extant species data, such as sika deer populations in Japan, are useful for the reconstruction of paleodiet.

**Key words:** dietary reconstruction, food habits, mesowear analysis, tooth wear

## はじめに

現生有蹄類の食性は、消化器系の解剖学的特徴などから一般的にグレイザー（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; 図1）。さらに詳細な分類体系も提唱されているが（Gagnon and Chew, 2000）、古生物学においては、化石種の食性復元に求められる精度を勘案し、従来の3類型を用いるのが普通である。この食性類型は、生息する植生環境と強く関係していることから（Bell, 1970; Jarman, 1974; Geist, 1974）、化石有蹄類の食性復元を通じて、その生息環境を復元する試みがなされてきた。食性復元に使用する対象部位のなかで、臼歯は、咀嚼という最も基本的な消化器官であるため、その形態は食性との関連性が非常に高いことが指摘されてきた（Simpson, 1951）。また臼歯に限らず歯は、堆積後の変質作用を受けにくく（Quade *et al.*, 1992; Wang and Cerling, 1994）、比較的化石として保存されやすいことから、脊椎動物を対象とした古生物学的研究において重要な資料である。花粉化石などの古植物学的試料を直接得ることが難しい場合、当時の陸生環境に関する有力な情報源となる。

本総説では、特に化石として保存されやすい化石臼歯

を用いた有蹄類の食性推定研究例の全体像を俯瞰するとともに、比較的新しい研究手法であるメゾウェア解析を紹介する。

## 臼歯の歯冠高比較

現在のウマ科動物などにみられる高歯冠歯（hypsodont tooth）は、中新世末期の乾燥化による草原の拡大（Jacobs *et al.*, 1999）に伴って増加したイネ科植物に含まれる珪酸体や、植物表面に付着した砂塵により、臼歯が摩滅消失することに対する適応と考えられてきた（Simpson, 1951; Van Valen, 1960; Fortelius, 1985; Janis, 1988; Janis and Fortelius, 1988; Janis *et al.*, 2002）。McNaughton *et al.*（1985）は、イネ科植物の珪酸含有量が採食圧によって増加することを報告している。また最近、生息環境や食性の異なる現生ニホンジカ（*Cervus nippon*）個体群を用いた比較研究から、イネ科植物体の内外に存在する磨耗物質が臼歯磨耗を促進することが確かめられている（Ozaki *et al.*, 2010）。

最初に高歯冠性（hypsodonty）の量的評価法を考案したのは、Van Valen（1960）であり、歯冠高と食物消費量の関係を現生種間で比較することで、臼歯の機能効率理解を試みた。その後、臼歯の高さを歯冠部の幅や前後

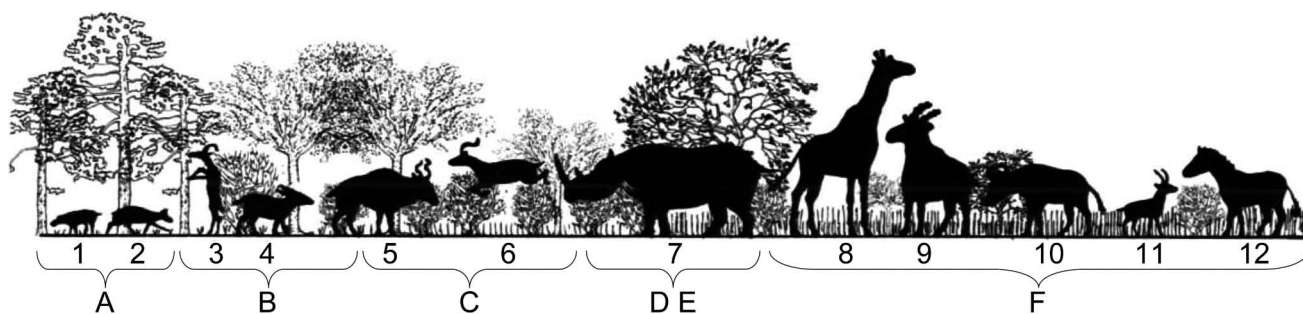


図1. 現生種の生息環境と食性 (Janis, 1982を改変)

(A) : Forest, (B) : Closed canopy woodland, (C) : Open canopy woodland, (D) : Woodland-Savanna Grade1. (ブラウザー), (E) : Woodland-Savanna Grade2. (ブラウザー+中間型), (F) : Open savanna.

(1) *Hyemoschus aquaticus* (ミズマメジカ). (2) *Cephalophus nigrifrons* (ズグロダイカー). (3) *Litocranius walleri* (グレヌク). (4) *Tragelaphus scriptus* (プッシュバック). (5) *Tragelaphus strepsiceros* (クーズー). (6) *Aepyceros melampus* (インパラ). (7) *Diceros bicornis* (クロサイ). (8) *Giraffa camelopardalis* (キリン). (9) *Taurotragus oryx* (エランド). (10) *Connochaetes taurinus* (オグロヌー). (11) *Gazella granti* (グランツガゼル). (12) *Equus burchelli* (サバンナシマウマ).

長さで割った値 (Hypsodonty Index : HI) を、食性や植生環境の指標とする試みがなされてきた。例えばJanis (1988) では未咬耗の下顎第三臼歯 (m3) の歯冠におけるHIが1.5未満を低歯冠 (brachydont), 1.5から3を中歯冠 (mesodont), 3より大きい値を示すものを高歯冠 (hypsodont) と定義している。一般にHIの値が小さいほどブラウザー寄り、大きいほどグレイザー寄りの食性を示すとされている。この定義に基づき多数の研究がなされ、化石産出地域内に注目した例の他に、HIを降水量などの環境指標として時代別に大陸規模の気候変動を調べた研究例も報告されている (Fortelius *et al.*, 2002, 2003, 2006)。一方で、hypsodontyが必ずしも食性や環境指標になるとは限らないとする報告もある。現生のプロングホーン (*Antilocapra americana*) は、HIがグレイザーの値 (4.61 : Janis, 1988) を示すにもかかわらず、ブラウザー型の採食生態をもつ (Rivals and Semperebon 2006)。実際、後述する安定同位体比分析やマイクロウェア解析の結果は、高歯冠歯を持つ種であってもブラウザー食性を示す場合があることを明らかにしている (e.g., Feranec and MacFadden, 2000; Feranec, 2004)。またJanis *et al.* (2002) は、HIではグレイザーと中間型を完全に判別することができないことを指摘している。さらに、Janis (1988) の定義では未咬耗のm3のみを解析対象とするので、おのずと解析可能な化石試料に限られるという実際的な問題がある。

### 炭素安定同位体比分析

本手法は、動物体中に含まれる炭素の安定同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$ ) が、食物である植物の炭酸同化過程の違いに応じて特徴的に異なることに注目して、その動物の食性を類推する。当初、本手法は骨の鈣化組織であるリン酸カルシウムを試料としたが、現在はより続成的変質に強い

歯のエナメル質同位体を分析に供するのが一般的である (Quade *et al.*, 1992; Wang and Cerling, 1994)。陸上植物は $\text{C}_3$ 植物、 $\text{C}_4$ 植物、CAM植物の3つに大別されている。 $\text{C}_3$ 植物はカルビン回路中ではたらく酵素であるリブローズ2リン酸カルボキシラーゼ (ribulose biphosphate carboxylase : Rubisco) により $\text{CO}_2$ を固定する。Rubiscoは $^{12}\text{CO}_2$ をより選択的に取り込む性質があり、 $\text{C}_3$ 植物には木本類をはじめとする多くの植物が含まれる。これに対し $\text{C}_4$ 植物はホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼ (phosphoenolpyruvate carboxylase : PEPC) により $\text{CO}_2$ を取り込むが、Rubiscoのような選別作用はない。主に熱帯性のシバ科がこれにあたるが、一部の植物もこれに含まれる。CAM植物もRubiscoにより炭素固定を行うが、その過程は $\text{C}_4$ 植物により近く、主に砂漠性の多肉植物によって構成される (O'Leary, 1988)。これら植物の各代謝経路の違いは、大気中の $\text{CO}_2$ から取り込んだ安定同位体比の違いとして反映される (Bender, 1971)。なお、大気中の $\delta^{13}\text{C}$ は、化石燃料の使用により過去約200年間で $-6.5 \sim -8.0\%$ 変化したと考えられている (Friedli *et al.*, 1986; Marino *et al.*, 1992)。そのため、現生反芻動物では、 $\text{C}_3$  feeder (=ブラウザー) が $-21 \sim -8\%$ 、 $\text{C}_4$  feeder (=グレイザー) が $0 \sim +4\%$ の値を示す (Cerling and Harris, 1999) が、上述の大気中の同位体組成変化を考慮すると、化石中に含まれる $\delta^{13}\text{C}$ は現生動物に比べ、 $0.5 \sim 1.3\%$ 程度、正の方向に補正を行う必要がある (Koch, 1998)。

この $\delta^{13}\text{C}$ 分析による食性復元は、植物の炭素同化経路や動物の代謝過程が過去も現在も同一であるという前提のもとで成立している点に注意が必要である。また、同位体分析法全体にいえることだが、得られた同位体比は分析に供した試料が動物体内で形成された時点での影響状態を反映したものに過ぎない。そのため、歯種や、特に歯冠の高い種では同じ臼歯でも試料を収集する位置に

よって、分析結果が大きく変動することが報告されている (Higgins and MacFadden, 2004)。さらに、試料分析に要する機械が比較的高価であることに加え、結果を得るためには化石標本を多少なりとも破壊する必要がある。そのため、本手法をタイプ標本など希少な標本に用いることは困難である。

### マイクロウェア解析

マイクロウェア解析 (microwear analysis) は、採食に伴い臼歯のエナメル質表面に残された微細な“食餌痕 (microwear)”を顕微鏡下で観察し、その特徴や出現頻度を食性既知の現生動物と比較することで化石動物の生態を類推する (Teaford and Walker, 1984; Grine, 1986; Teaford, 1988; Solounias and Hayek, 1993)。本手法は、主に scratch, pit の2種の食餌痕に注目する。一般に、グレイザーは scratch が多くみられるのに対し、ブラウザーは pit がより顕著にみられる傾向がある (図2)。その定義については、Solounias and Hayek (1993) が指摘しているように研究者間で混乱がみられるが、Grine (1986) は、条痕溝の幅に対する長さの比が4以上のものを scratch, 未溝を pit, としている。これらの形質の比較解析法として、Macfadden *et al.* (1999) は Microwear Index (MI) を提唱している。MI はエナメル質上の特定領域内にある scratch の数を、pit の数で割った値として定義され、1.5 を境にそれより低い値はブラウザー、大きい値はグレイザーに推定される。

マイクロウェア解析が提唱された当初は、微細構造の観察に走査型電子顕微鏡 (SEM) を使用していたが (Grine, 1986)、近年、より低倍率の光学顕微鏡を用いる手法が提唱された (Solounias and Semprebon, 2002)。彼らの報告によれば、35倍の倍率下で行った解析でも、SEM を用いた場合と同等の観察結果が得られることが可能とされる。

本手法を用いる際には、解析結果が、その動物の一生

における食物の傾向というよりも、死の直前に食べた食物の性質を反映すること (“Last Supper Effect: 最後の晩餐効果”: Grine, 1986) に注意が必要である。実際、現生霊長類を用いた Teaford (1988) の実験結果は、エナメル質表面の“傷”が食餌の変化により数日程度の短期間で変化することを示唆している。これは、食物の季節性に対する鋭敏な検出力を期待できる一方、より長い期間での平均的な食性傾向を推定したい場合の結果解釈を難しくする。また、エナメル質表面に残された顕微鏡レベルの細かな傷の認識と、その計数には多くの時間と労力を必要とするため、多数の標本を処理することは困難である。さらに、化石標本を扱う場合、解析結果の信頼性を確保するためには、堆積時の運搬や風化などによるダメージの少ない、極めて保存状態の良い試料を用いる必要がある。

### メゾウェア解析

メゾウェア解析 (mesowear analysis) は、植物食有蹄類の臼歯咬頭の摩滅様態 (mesowear) に注目した食性復元法の1つであり、これまで示した化石臼歯研究法を補完する目的で考案された (Fortelius and Solounias, 2000)。食物の物理的性質の違いが臼歯の摩滅に反映されるという仮定に基づき、その様態の肉眼的観察によって食性復元を行う試みは既に Janis (1990) によって紹介されていたが、本手法は、より簡便かつ安価に形質評価を行うことを目的としている。メゾウェア解析は、上顎大白歯の頬側咬頭 (paracone または metacone) について、肉眼的に観察できる臼歯の摩滅状態を、咬頭の“起伏”である Occlusal Relief (OR) と“尖度”である Cusp Shape (CS) の2つの観点から評価する (図3)。OR は、“2咬頭がなす谷の深さを、歯冠の近遠心長で割った値”が、基準値より大きい場合 high, 低い場合 low と判別する。基準値は分類群ごとに異なり、ウマ科やウシ科等では0.1、ハイラックス科では0.05、サイ科では0.03と定義されている。

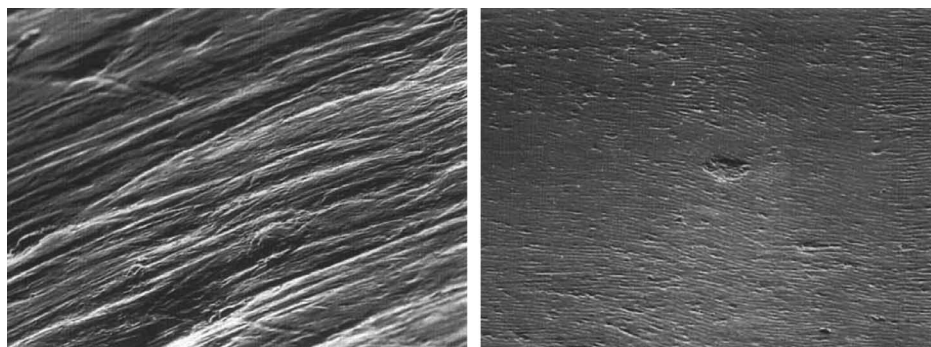


図2. 臼歯エナメル質表面の拡大図 (Solounias and Hayek, 1993)

左図：グレイザーの歯で典型的に見られる scratch, 右図：ブラウザーの歯で典型的に見られる pit (John Wiley and Son Inc. の許可を得て転載)。



これに対しCSは、咬頭の形態を肉眼的に観察し、“咬頭の頂点に至るまでのエナメル稜が直線的な臼歯”をsharp, “咬頭の頂点が丸く鈍化した臼歯”をround, “咬頭の頂点が不明瞭なまでに鈍化した臼歯”をbluntに分類する. 当初CSについては、2つの咬頭のうち、より鋭いものをデータとして扱うと定義されていたが、Merceron *et al.* (2007) では両咬頭を解析に供するなど、定義の混乱がみられる. これらORとCSの2種のデータを各臼歯化石標本から収集し、集団内のデータ頻度と、食性既知の現生有蹄類から収集された各データとの類似性を、クラスター解析などの統計的手法により比較して、食性の類推を行う. 現生64種について収集したORとCSのデータは、Fortelius and Solounias (2000) によって公開されている. そのうち27種が“典型的な”グレイザー、中間型、ブラウザーとされており、多くの先行研究がこのデータセットを用いて、化石種の食性推定を行っている (Kaiser, 2003 など). 現在公開されている現生種データセットには他に、現生アンテロプ類の多様性に注目した Louys *et al.* (2011) があり、解析したい化石資料の分類群を考慮することで、より有意な推定結果を得られるであろう. このほか、データ解析に際し、従来のOR (high/low) とCS (sharp/round/blunt) の組合せをスコア化して比較する方法も提案されている (Rivals and Semprebon, 2006 など).

当初、本手法が扱う標本は上顎第二大臼歯 (M2) に限定されていたが、歯種の厳密な同定が困難な遊離歯が多数産出している実情を踏まえ、現在では解析対象の歯

種が拡大されている. 例えばウマ科動物については上顎第四小臼歯 (P4), 上顎第一大臼歯 (M1), 上顎第三大臼歯 (M3) へと解析対象歯種が拡大された (Kaiser and Solounias, 2003). また下顎臼歯についても、同様の歯種拡大モデルが提唱されている (Kaiser and Fortelius, 2003).

偶蹄類については、M2に加えてM3を用いるモデルが提唱された (Franz-Odenaal and Kaiser, 2003) 一方、下顎臼歯への拡大モデルは現在のところ報告されていない.

これまでに化石標本においては、ウマ科をはじめとして (Kaiser, 2003; Kaiser *et al.*, 2003; Franz-Odenaal *et al.*, 2003; Kaiser and Franz-Odenaal, 2004; Muhlbachler *et al.* 2011 など), ウシ科 (Bibi, 2007; Rivals *et al.*, 2007b; Blondel *et al.*, 2010 など), シカ科 (Kaiser and Croitor, 2004; DeMiguel *et al.*, 2008, 2010; Valli and Palombo, 2008 など), プロングホーン科 (Semprebon *et al.*, 2004; Semprebon and Rivals, 2007), キリン科 (Franz-Odenaal and Solounias, 2004), サイ科 (Hernesniemi *et al.*, 2011; Kahlke and Kaiser, 2011), ラクダ科 (Semprebon and Rivals, 2010; Bravo-Cuevas *et al.*, 2012) などにおける研究例が報告されている. このほか、絶滅した分類群について本手法を適用した研究例も報告されている. そのうち、Schulz *et al.* (2007) は2種のカリコテリウム科 (奇蹄目) について本手法による解析を行っており、解析に用いた標本数は少ないものの貴重な報告例である. また Croft and Weinstein (2008) は南蹄類におけるメゾウェア解析の結果を報告している. この研究例では、類縁種が現存しないため、ORにおけるhigh/lowの判別基準を複数設定して、それぞれの解析結果を比較している.

化石試料を用いた研究が先行する一方、現生種において重要な基礎的知見も蓄積されつつある. このうち、Rivals *et al.* (2007a) は年齢既知の現生有蹄類3種を用いて、個体の加齢が臼歯磨耗に基づく食性の推定結果に与える影響という、本手法の信頼性に関わる極めて重要な報告を行っている. 同一観点からの影響評価はすでに Fortelius and Solounias (2000) でも行われていたが、Rivals *et al.* (2007a) は、より多数かつ多様な試料を用いることで、成熟個体におけるメゾウェア形質の安定性を確かめた. また、動物園飼育個体群を用いて、本来の食物とは異なる物理特性を持つ飼料によって臼歯咬頭の消失が促進される、いわゆる異常咬耗を評価する研究事例が報告されており (Clauss *et al.*, 2007; Kaiser *et al.*, 2009), 食餌と歯の磨滅との関係を理解する手段の一つとしてもメゾウェア解析は注目されている. また、個体群レベルでの現生種比較を行なった先駆的な研究として、Kaiser and Schulz (2006) がある. 生息環境 (年間降水量など) と mesowear を直接関連付けた初めての研究例であり、本手法の解析結果を生態学的に考察するうえで重要な示唆を与える報告となった. その後、Schulz and Kaiser (2013) では、標本数を大幅に拡大して同様の観

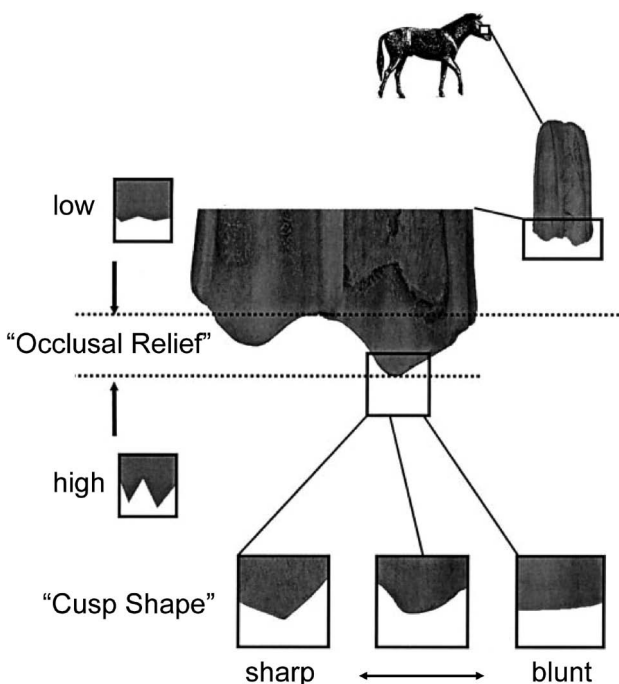


図3. メゾウェア解析に用いる形態データ (Kaiser and Fortelius 2003 を改変). ウマ科の右上顎臼歯の類側面観.

点から解析を行っている。これに関連して、Schulz *et al.* (2007) はモンゴルおよび中東に生息する現生ロバを比較し、2地域の個体群間および個体群内での比較を行っている。また、Louys *et al.* (2012) は現生アンテロープ類を用いた研究から、同一標本のエナメル質中に含まれる安定同位体比とメゾウェア形質との高い類似性を報告している。今後検証が進めば、これまで集団レベルでのデータ頻度に基づく食性推定に限定されていたメゾウェア解析が、個体レベルにも応用できる可能性がある。

## 今後の課題と展望

これまで挙げた先行研究例の中には、現生種を用いて方法論の検証を試みた例もあったが、実際の個体群の食性データ（何を、どれだけ食べているのか）と直接関連付けたものではなかった。そのため、例えば2地域から産出した同種の化石について行ったメゾウェア解析の食性推定結果が異なる場合、その結果が地域に応じた食性の違いを正しく反映したものなのかどうかは、地質学的堆積環境や、マイクロウェア解析など他の手法による解析結果を総合して推測せざるを得なかった（Kaiser, 2003）。そこで筆者は、仲谷（2009）がわが国にメゾウェア解析を紹介して以来、特に現生種を用いたメゾウェア解析の基礎的知見の収集を進めてきた。まず、食性を含めた生態学的情報が豊富な日本産現生ニホンジカ（*Cervus nippon*）を用いた地域間比較から、食性変異がメゾウェア解析の結果に反映されることを報告した（Yamada, 2012）。また、同一植生環境に生息しながら食性の異なる2種の現生有蹄類を調査した研究では、メゾウェア解析が採食生態の違いを検出可能であることを示した（Yamada, 2013）。このことから、同一地点から産出した有蹄類化石群集を解析した研究結果（Kaiser and Rössner, 2007; Merceron *et al.*, 2007; Rivals *et al.*, 2008, 2009; White *et al.*, 2009; Blondel *et al.*, 2010）は、同一生息環境における食性の多様性を反映したものと解釈できるようになった。さらに、収集データ数を現生ニホンジカ15個体群554標本に拡大した解析結果から、イネ科植物の消費量とメゾウェアデータの間には正の相関が示された（Kubo and Yamada, 2014）。植物食有蹄類の大白歯磨耗は、採食時に取り込まれる土壌や砂塵、植物自体が含有する珪酸体など、生息環境の違いによって大きく異なることは明らかになっていたが（Ozaki *et al.*, 2010）、実際に、どの要素が最も大きな影響を与えるのかを明らかにした初の報告となった。また、Kubo and Yamada (2014) が蓄積したシカ個体群のメゾウェアデータと、先行研究による定量的食性データにより、絶滅動物の定量的な食性推定法としてメゾウェア解析を発展させる見通しを得た。

一方で、現在もメゾウェア解析には多くの課題が残さ

れている。中でも特に、メゾウェア形質の定量的評価法を構築することは重要である。堅果などを消費するブラウザーについては、それ以外のブラウザーに比べ臼歯咬頭尖端が破損しやすく、その後の磨耗でroundになる傾向があるとされている（Fortelius and Solounias, 2000）。しかし現行手法は、実際には様々な様態を示す試料を一様に評価してしまう。これが、一部の有蹄類において復元の精度が低い要因と指摘されている（Fortelius and Solounias, 2000）。また本手法は安価で簡便だが、解析の基礎となる形質の判別基準は観察者の主観に大きく依存する（Kaiser *et al.*, 2000）。特にCSの形態判別基準は、非常に微妙といわざるを得ない。この問題に対しMihlbachler *et al.* (2011) は、“mesowear ruler”なるものを提唱し、より細かい分類基準を設けることで形態評価の精度や観察者間誤差を限局できるとしているが、本質的問題の解決には至っていない。これには、従来手法のような、計測点を設定することで分類化する発想から転換し、連続的に変化する形態全体を定量的に評価することが重要と考えられる。この点について、現在筆者は、楕円フリーエ記述子（Kuhl and Giardina, 1982）に注目している。本手法は、標本画像から輪郭形状を抽出し、周期座標に変換することで定量的解析を行う幾何学的形態解析法のひとつである。近年、フリーの解析用プログラム「SHAPE」が公開され（Iwata and Ukai, 2002）、ウマ科臼歯の形態解析に用いた例が報告されている（植月ほか, 2013）。この「SHAPE」の適用により、従来のメゾウェア解析がもつ「安価・簡便」という利点を極力損なわずに形態評価の精度を向上させた、新たな方法論の開発が期待される。

さらに本手法の有用性を向上させる上で必要なのが、解析対象歯種の拡大である。反芻動物では、咀嚼時に下顎大白歯の舌側面がメゾウェア解析で注目する上顎臼歯の頬側面と摩擦様態が類似することから、食物の咀嚼時における両者の機能的相同性が予想される。今後、この点について検証を進め、反芻動物の下顎臼歯を本手法の解析対象歯種に加えることで、産出地域や時代ごとの、より広範な比較検討が可能になると期待される。

また、メゾウェア解析における“最後の晩餐効果”の評価も問題である。本手法はマイクロウェア解析に比べ季節変化などの影響を受けにくいとされ、両手法の併用が提案されている（Solounias and Semprebon, 2002）。しかし近年、サウジアラビアに生息するサンドガゼル（*Gazella marica*）における実際の生態観察の結果とメゾウェア解析の結果を比較した報告（Schulz *et al.*, 2013）は、本手法も食性の季節変化や“最後の晩餐効果”の影響を免れない可能性を示唆している。現状では、化石の復元結果が、一年を通じた平均的食性を反映したものなのか、または（化石となる）死亡直前の食餌の反映なのか、ということを検討する根拠となる知見は報告されて

いない。化石産出地域の古植生環境復元におけるメゾウェア解析の信頼性を評価するうえで、本手法が推定可能な時間軸の確定は、きわめて重要な課題である。

### 食性推定の解析手法のまとめ

有蹄類における食性推定法のうち、比較的化石として保存されやすいと考えられる歯に注目した方法論を紹介した。これらの方法論は、解析に適した試料の保存状態や数量、それに推定可能な時間軸が異なるので、目的に応じた方法論の選択が重要である。本稿では、比較的新しい研究手法として、メゾウェア解析を紹介した。本手法は、比較的安価・簡便である一方、基礎的知見の充実化や方法論の改善などに課題がある。その中には直ちに解決困難なものもあるが、今後より多くの研究者の英知を結集することで、新たな展開が可能になるであろう。たとえば、最後にあげたメゾウェア解析における“最後の晩餐効果”の検証には、実際に死亡直前の食餌が既知の現生有蹄類からデータを収集することが有効と考えられるが、その実現には、現生哺乳類学や生態学など、古生物学以外の専門家との協力関係構築が重要となる。本稿が、分野の垣根を越えた研究者交流のきっかけとなれば幸いである。

### 謝辞

本稿の執筆にあたり、仲谷英夫教授（鹿児島大学大学院）のご指導を賜った。また久保麦野博士（東京大学総合研究博物館）より、内容に関する議論とご助言を頂いた。また、愛媛大学の鏗本武久博士や匿名の査読者、および編集部の皆様からは有益なご指摘を頂いた。以上の方々にこの場を借りて感謝申し上げる。

### 文献

Bell, R. H.V., 1970. The use of herb layer by grazing ungulates in the Serengeti. In Watson, A., ed., *Animal Populations in Relation to their Food Resources*, 111–123. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Bender, M.M., 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.

Bibi, F., 2007. Origin, paleoecology, and paleobiogeography of early Bovini. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **248**, 60–72.

Blondel, C., Merceron, G.L., Andossa, M.H., Taisso, P., Vignaud, P. and Brunet, M., 2010. Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **292**, 184–191.

Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Cuevas-Ruiz, G.E. and Cabral-Perdomo, M.A., 2012. A small camelid *Hemiauchenia* from the Late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico. *Acta Palaeontologica*

*Polonica*, **57**, 497–508.

Cerling, T.E. and Harris, J.M., 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, **120**, 347–363.

Clauss, M., Franz-Odenaal, T.A., Brasch, J., Castell, J.C. and Kaiser, T.M., 2007. Tooth wear in captive giraffes (*Giraffa camelopardalis*): mesowear analysis classifies free-ranging specimens as browsers but captive ones as grazers. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, **38**, 433–445.

Croft, D.A. and Weinstein, D., 2008. The first application of the mesowear method to endemic South American ungulates (Notoungulata). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **269**, 103–114.

DeMiguel, D., Azanza, B. and Morales, J., 2010. Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **289**, 81–92.

DeMiguel, D., Fortelius, M., Azanza, B. and Morales, J., 2008. Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology*, **8**, 1–13.

Feranec, R.S., 2004. Geographic variation in the diet of hypsodont herbivores from the Rancholabrean of Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **162**, 359–369.

Feranec, R.S. and MacFadden, B.J., 2000. Evolution of the grazing niche in Pleistocene mammals from Florida: Evidence from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **162**, 155–169.

Fortelius, M., 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, **180**, 1–76.

Fortelius, M., Eronen, J., Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z. and Zhou, L., 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. *Evolutionary Ecology Research*, **4**, 1005–1016.

Fortelius, M., Eronen, J., Liu, L.P., Pushkina, D., Tesakov, A., Vislobokova, I. and Zhang, Z., 2003. Continental-scale hypsodonty patterns, climatic paleobiogeography and dispersal of Eurasian Neogene large mammal herbivores. In Reumer, J.W.F., and Wessels, W. eds., *Distribution and Migration of Tertiary Mammals in Eurasia. A Volume in Honour of Hans de Bruijn, Deinsea*, **10**, 1–11, Natuurmuseum Rotterdam, Rotterdam.

Fortelius, M., Eronen, J., Liu, L., Pushkina, D., Tesakov, A., Vislobokova, I. and Zhang, Z., 2006. Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **238**, 219–227.

Fortelius, M. and 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.

Franz-Odenaal, T.A. and Kaiser, T.M., 2003. Differential mesowear in the maxillary and mandibular cheek dentition of some ruminants (Artiodactyla). *Annales Zoologici Fennici*, **40**, 395–410.

Franz-Odenaal, T.A., Kaiser, T.M. and Bernor, R.L., 2003. Systematics and dietary evaluation of a fossil equid from South Africa. *South African Journal of Science*, **99**, 453–458.

Franz-Odenaal, T.A. and Solounias, N., 2004. Comparative dietary evaluations of an extinct giraffid (*Sivatherium hendeyi*) (Mammalia, Giraffidae, Sivatheriinae) from Langebaanweg, South Africa (Early Pliocene). *Geodiversitas*, **26**, 675–685.

Friedli, H., Löttscher, H., Oeschger, H., Siegenthaler, U. and Stauffer, B., 1986. Ice core record of the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratio of atmospheric  $\text{CO}_2$  in the past two centuries. *Nature*, **324**, 237–238.

Gagnon, M. and Chew, A.E., 2000. Dietary preferences in extant African Bovidae. *Journal of Mammalogy*, **81**, 490–511.

Geist, V., 1974. On the relationship of social evolution and ecology



- in ungulates, *American Zoologist*, **14**, 205–220.
- Grine, F.E., 1986. Dental evidence for dietary differences in *Australopithecus* and *Paranthropus*: A quantitative analysis of permanent molar microwear. *Journal of Human Evolution*, **15**, 783–822.
- Hernesniemi, E., Blomstedt, K. and Fortelius, M., 2011. Multi-view stereo three-dimensional reconstruction of lower molars of Recent and Pleistocene rhinoceroses for mesowear analysis. *Palaeontologia Electronica*, **14**, 1–15.
- Higgins, P. and MacFadden, B.J., 2004. “Amount Effect” recorded in oxygen isotopes of late Glacial horse (*Equus*) and bison (*Bison*) teeth from the Sonoran and Chihuahuan deserts, southwestern United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **206**, 337–353.
- Hofmann, R.R. and Stewart, D.R.M., 1972. Grazer or browser: A classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia*, **36**, 226–240.
- Iwata, H. and Ukai, Y., 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity*, **93**, 384–385.
- Jacobs, B.F., Kingston, J.D. and Jacobs, L.L., 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 590–643.
- Janis, C.M., 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and paleoecology. *Biological Reviews*, **57**, 261–317.
- Janis, C.M., 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In Russell, D.E., Santoro, J.P. and Sigogneau, D., eds., *Teeth revisited: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology*, 367–387. Mémoires de Musée d’Histoire naturelle du Paris, Paris.
- Janis, C.M., 1990. The correlation between diet and dental wear in herbivorous mammals, and its relationship to the determination of diets of extinct species. In Boucot, J., ed., *Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution*. 241–260. Elsevier, Amsterdam.
- Janis C.M., Damuth, J. and Theodor J.M., 2002. The origins and evolution of the North American grassland biome: The story from the hoofed mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **177**, 183–198.
- Janis, C.M. and Fortelius, M., 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Review*, **63**, 197–230.
- Jarman, P.J., 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, **48**, 215–266.
- Kahlke, R.D. and Kaiser, T.M., 2011. Generalism as a subsistence strategy: advantages and limitations of the highly flexible feeding traits of Pleistocene *Stephanorhinus hundsheimensis* (Rhinocerotidae, Mammalia). *Quaternary Science Reviews*, **30**, 2250–2261.
- Kaiser, T.M., 2003. The dietary regimes of two contemporaneous populations of *Hippotherium primigenium* (Perrissodactyla, Equidae) from the Vallesian (upper Miocene) of southern Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **198**, 381–402.
- Kaiser, T.M., Bernor, R.L., Scott, R.S., Franzen, J.L. and Solounias, N., 2003. New interpretations of the systematics and palaeoecology of the Dorn-Dürkheim 1 Hipparions (late Miocene, Turolian age [MN11]), Rheinhessen, Germany. *Senckenbergiana Lethaea*, **83**, 103–133.
- Kaiser, T.M., Brasch, J., Castell, J.C., Schulz, E. and Clauss, M., 2009. Tooth wear in captive wild ruminant species differs from that of free-ranging conspecifics. *Mammalian Biology*, **74**, 425–437.
- Kaiser, T.M. and Croitor, R., 2004. Ecological interpretation of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas*, **26**, 661–674.
- Kaiser, T.M. and 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, T.M. and Franz-Odenaal, T.A., 2004. A mixed-feeding *Equus* species from the Middle Pleistocene of South Africa. *Quaternary Research*, **62**, 316–323.
- Kaiser, T.M. and Rössner, G.E., 2007. Dietary resource partitioning in ruminant communities of Miocene wetland and karst palaeoenvironments in Southern Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **252**, 424–439.
- Kaiser, T.M. and Schulz, E., 2006. Tooth wear gradient in zebras as an environmental proxy – a pilot study. *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, **103**, 187–210.
- Kaiser, T.M. and Solounias, N., 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas*, **25**, 321–345.
- Kaiser, T.M., Solounias, N., Fortelius, M., Bernor, R.L. and Schrenk, F., 2000. Tooth mesowear analysis on *Hippotherium primigenium* from the Vallesian Dinotheriensande (Germany) – a blind test study. *Carolinea*, **58**, 103–114.
- Koch, P.L., 1998. Isotopic reconstruction of past continental environments. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **26**, 573–613.
- Kubo, M.O. and 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.
- Kuhl, F.P. and Giardina, C.R., 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing*, **18**, 236–258.
- Louys, J., Ditchfield, P., Meloro, C., Elton, S. and Bishop, L.C., 2012. Stable isotopes provide independent support for the use of mesowear variables for inferring diets in African antelopes. *Proceedings of the Royal Society of London*, **279**, 4441–4446.
- Louys, J., Meloro, C., Elton, S., Ditchfield, P. and Bishop, L.C., 2011. Mesowear as a means of determining diets in African antelopes. *Journal of Archaeological Science*, **38**, 1485–1495.
- MacFadden, B.J., Solounias, N. and Cerling, T.E., 1999. Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science*, **283**, 824–827.
- Marino, B.D., McElroy, M.B., Salawitch, R.J. and Spaulding, W.G., 1992. Glacial to interglacial variations in the carbon isotopic composition of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Nature*, **357**, 461–466.
- McNaughton, S.J., Tarrants, J.L., MacNaughton, M.M. and Davis, R.H., 1985. Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in African grasses. *Ecology*, **66**, 528–535.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L. and Kaiser, T.M., 2007. Palaeoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabánya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *Journal of Human Evolution*, **53**, 331–349.
- Mihlbachler, M.C., Rivals, F., Solounias, N. and Semprebon, G.M., 2011. Dietary Change and Evolution of Horses in North America. *Science*, **331**, 1178–1181.
- 仲谷英夫, 2009. 化石臼歯から環境を復元する (メゾウェア解析). そくほう (地学団体研究会機関誌), **650**, 1, 8.
- O’Leary, M.H., 1988. Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience*, **38**, 328–336.
- Ozaki, M., Kaji, K., Matsuda, N., Ochiai, K., Asada, M., Ohba, T., Hosoi, E., Tado, H., Koizumi, T., Suwa, G. and Takatsuki, S., 2010. The relationship between food habits, molar wear and life expectancy in wild sika deer populations. *Journal of Zoology, London*, **280**, 202–212.
- Quade, J., Cerling, T.E., Barry, J.C., Morgan, M.M., Pilbeam, D.R., Chivas, A.R., Lee-Thorp, J.A. and Van der Merwe, N.J., 1992. A 16 million year record of paleodiet from Pakistan using carbon isotopes in fossil teeth. *Chemical Geology*, **94**, 183–192.
- Rivals, F., Mihlbachler, M.C. and Solounias, N., 2007a. Effect of ontogenetic-age distribution in fossil and modern samples on the

- interpretation of ungulate paleodiets using the mesowear method. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 763–767.
- Rivals, F., Schulz, E. and Kaiser, T.M., 2008. Climate-related dietary diversity of the ungulate faunas from the middle Pleistocene succession (OIS 14–12) at the Caune de l’Arago (France). *Paleobiology*, **34**, 117–127.
- Rivals, F., Schulz, E. and Kaiser, T.M., 2009. Late and middle Pleistocene ungulates dietary diversity in Western Europe indicate variations of Neanderthal paleoenvironments through time and space. *Quaternary Science Reviews*, **28**, 3388–3400.
- Rivals, F. and Semperebon, G.M., 2006. A comparison of the dietary habits of a large sample of the Pleistocene pronghorn *Stockoceros onusrosagris* from the Papago Springs Cave in Arizona to the modern *Antilocapra Americana*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 495–500.
- Rivals, F., Solounias, N. and Muhlbachler, M.C., 2007b. Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene *Bison* in North America, and differences from the diets of Recent *Bison*. *Quaternary Research*, **68**, 338–346.
- Schulz, E., Fahlke, J.M., Merceron, G., Kaiser, T.M., 2007. Feeding ecology of the Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla, Ancylopoda). Results from dental micro- and mesowear analyses. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, **43**, 5–31.
- Schulz, E., Fraas, S., Kaiser, T.M., Cunningham, P.L., Ismail, K. and Wronski, T., 2013. Food preferences and tooth wear in the sand gazelle (*Gazella marica*). *Mammalian Biology*, **78**, 55–62.
- Schulz, E. and Kaiser, T.M., 2013. Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Review*, **43**, 111–123.
- Schulz, E., Kaiser, T.M., Stubbe, A., Stubbe, M., Samjaa, R., Batsajchan, N. and Wussow, J., 2007. Comparative demography and dietary resource partitioning of two wild ranging Asiatic equid populations. *Erforschung Biologischer Ressourcen der Mongolei (Halle/Saale)*, **10**, 77–90.
- Semperebon, G.M., Janis, C. and Solounias, N., 2004. The diets of the Dromomerycidae (Mammalia: Artiodactyla) and their response to Miocene vegetational change. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 427–444.
- Semperebon, G.M., Rivals, F., 2007. Was grass more prevalent in the pronghorn past? An assessment of the dietary adaptations of Miocene to Recent Antilocapridae (Mammalia: Artiodactyla). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **253**, 332–347.
- Semperebon, G.M. and Rivals, F., 2010. Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **295**, 131–145.
- Simpson, G.G., 1951. *Horses: The Story of the Horse Family in the Modern World and Through Sixty Million Years of History*. 131–136, Oxford University Press, New York.
- Solounias, N. and Hayek, L.A.C., 1993. New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology, London*, **299**, 421–445.
- Solounias, N. and Semperebon, G., 2002. Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to early fossil Equids. *American Museum Novitates*, **3366**, 1–49.
- Teaford, M.F. and 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.
- Teaford, M.F., 1988. A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning Microscopy*, **2**, 1149–1166.
- 植月学・津村宏臣・覚張隆史・松元光春・西中川駿, 2013. 臼歯形状による遺跡出土馬の系統分類の試み. *動物考古学*, **30**, 221–236.
- Valli, A.M.F. and Palombo, M.R., 2008. Feeding behaviour of middle-size deer from the Upper Pliocene site of Saint-Vallier (France) inferred by morphological and micro/mesowear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **257**, 106–122.
- Van Valen L., 1960. A functional index of hypsodonty. *Evolution*, **14**, 531–532.
- Wang, Y. and Cerling, T.E., 1994. A model of fossil tooth and bone diagenesis: implications of paleodiet reconstruction from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**, 281–289.
- White, T.D., Ambrose, S.H., Suwa, G., Su, D.F., DeGusta, D., Bernor, R.L., Boisserie, J., Brunet, M., Delson, E., Frost, S., Garcia, N., Giaourtsakis, I.X., Haile-Selassie, Y., Howell, F.C., Lehmann, T., Likius, A., Pehlevan, C., Saegusa, H., Semperebon, G., Teaford, M. and Vrba, E., 2009. Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, **326**, 87–93.
- 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.

(2014年5月12日受付, 2014年9月12日受理)

