

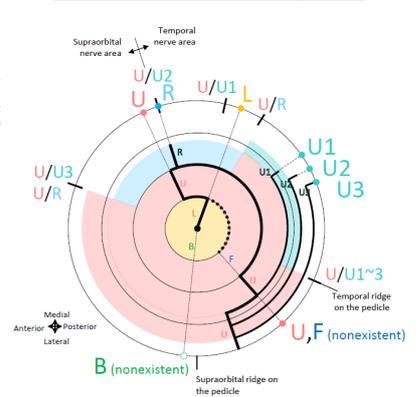
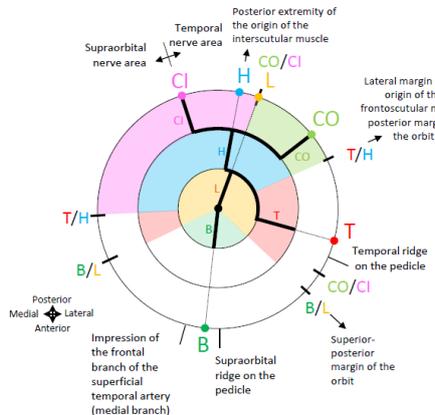
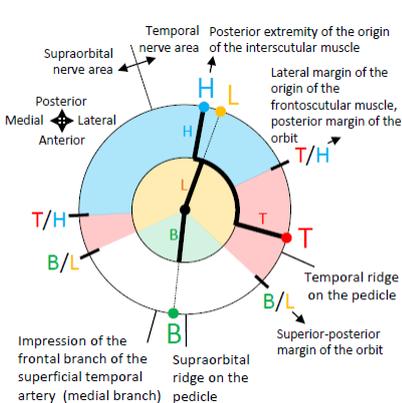
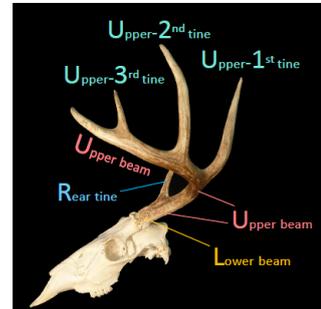
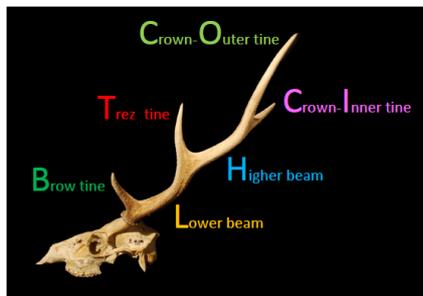
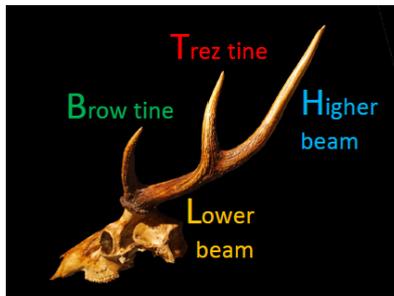
# シカの角の枝の相同関係と進化史を解明 —角溝とダイヤグラムを用いた新たな手法—

枝角はシカを特徴付ける象徴的な部位です。形態的多様性が高く、化石としてもよく産出します。そのため、化石種のシカは、主に角を用いて分類されてきたのですが、枝角の分岐構造、すなわち、各枝の相同関係を解剖学的に決定する方法がありませんでした。

京都大学大学院理学研究科 鮫島悠甫 修士課程学生（研究当時）、松岡廣繁 同助教のグループは、「角溝」と呼ばれる角表面に並行的に走る多数のスジに着目しました。これは角を成長させた血管の通り道で、これをカギに角の分岐構造の相同性を記述できると考えたのです。そして、角の諸構造と頭蓋骨との相対的な位置関係を示す同心円状の「ダイヤグラム」を開発しました。このダイヤグラム上において、複数種間で位置関係が等しいものを相同な構造と認定しました。相同な枝には名称を与えた上で、分子系統樹上において、枝の進化の歴史を復元しました。

本研究の結果、多くの種で相同な枝が特定され、複数の分類群で系統を反映する相同な枝が明らかになるなど、角の形態と系統分類との関係について、いくつもの重要な知見が得られました。本研究で系統進化と角の形態的特徴の関係史が描けたことで、将来的には、化石種を含めて、シカ科全体の歴史が明らかにされることが期待されます。

本成果は、2020年6月2日にイギリス国の国際学術誌「Scientific Reports」にオンライン掲載されました。



## 1. 背景

シカの角は多様性に富む部位です。掌状に大きく発達した角を持つオオツノジカやヘラジカ、湾曲した形状の角を持つオジロジカ、先端で複雑に分岐するアカシカ、4尖のニホンジカ、3尖のサンバー、2尖のキョンなど、種によって多種多様な形態と分岐パターンを持ち、シカを語る上で常に注目されてきた部位です。その形態的多様性ととも、丈夫な構造を持つことから、角は化石としてよく産出し、化石種の分類は主に角を用いて行われてきました。しかし、近年のシカ科の分子系統解析によって、従来着眼されてきた角の形態的特徴は系統進化の歴史において平行的に進化したものが多いことがわかり、角の形態と系統を結びつける試みは盛んではない状況です。しかし、我々は、シカにとって角はやはり形態学的に重要な部位と考え、「豊富な標本をつぶさに観察して真実を解き明かす」という博物学の初心に立ち返って、何とか角を分類に用いることはできないかと再考しました。

角による系統分類が行き詰ったのは、従来の角の形質（特徴）の着眼に問題があったのではないかと考えられます。特に角の枝の相同性（進化的起源を同一にする部位）については、骨格要素の一つとして、角による分類を行う上で必要なものですが、未だ統一的な見解がありませんでした。その原因は、相同性を認定する上で必要不可欠な、角の枝分かれの構造を解析する手段がなかったことです。そこで、本研究では角の分岐構造を解析する手段を考案しました。

多くの標本を観察していると、同じ種でも、角が捻れたり枝が消失したりしている標本があることに気づきました。種間で枝の相同性を比較するには、捻れや枝の消失も含め、分岐構造を正しく把握しなければなりません。そこで着目したのが角に走る複数の溝である「角溝」（成長の引張力によって形成される細かいスジとそれと平行に走る血管の跡）です。この角溝を辿ることで、角の成長を踏まえて、捻れや枝の消失も含め、角の分岐構造を知ることができると考えました。これは植物の茎の成長（表面のスジが成長方向を反映）にヒントを得たものです。

## 2. 研究手法・成果

本研究では、角溝を用いて、枝が分岐する方向と、枝と枝の分岐の又の位置を、角の根元の角座の円周に投影することとしました。加えて、頭蓋骨との相対的な位置関係を定めるため、頭蓋骨のいくつかの指標も角座の円周に投影しました。そして、これらの情報を一つの図に表すダイアグラムを開発しました。このダイアグラム上において、枝の方向や又の位置、頭蓋骨の指標、そして分岐の階層的な位置の間の順序的な位置関係が同一な枝を、相同な枝と認定しました。相同な枝には名称を与えた上で、分子系統樹上において、枝の進化の歴史を復元しました。

本研究の結果、シカの角について、いくつかの重要な知見が得られました。主なものは以下の通りです。

1. 現生種のシカは大きくシカ族(ニホンジカ、アカシカ、ダマジカ、サンバー等：3尖以上)、キョン族(キョン等：主に2尖)とオジロジカ亜科(ノロジカ、ヘラジカ、トナカイ、オジロジカ等：主に3尖以上)に大別されますが、3尖以上の角を持つシカ族とオジロジカ亜科の間では、基本となる3尖の構造が異なることがわかりました。従って、シカの現生種の最も近い共通祖先は、2尖と推定されることが明らかになりました。

2. 伝統的にエルドジカ(前後方向に湾曲する角を持つ)は、その角の外形の類似性からバラシंगाやシオンブルグジカと同じ属に分類されていましたが、本研究の結果、エルドジカの角の分岐構造が、分子系統で近縁であるとわっているシフゾウの角(外形はエルドジカとは似ておらず、前の枝が分かれるという特異な外形を持つ)との間で、分岐構造の共通性があることが判明しました。

3. アカシカやワピチの角の先端は Crown と呼ばれる複雑な分岐を示しますが、その中の枝の相同性を、ニホンジカも含めて初めて解き明かしました。また、ダマジカは Palmation (掌状部) が目立つ種ですが、その中の枝について、アカシカやワピチと共通の構造 (相同性) を持っていることが明らかになりました。

4. ヘラジカ (掌状の大きな角を持つ) とオジロジカ属 (横方向に湾曲した角を持つ) について、近縁なトナカイの角と比較すると、ヘラジカとオジロジカ属の角では、根元に近い部分の枝を消失し、末端部の枝のみが発現していることがわかりました。ヘラジカの角の掌状部はトナカイの角の末端部と相同であること、オジロジカ属の角は他の種と比べて大きく捻れていることが明らかになり、ヘラジカとオジロジカ属はシカの中でも非常に奇妙な角の構造を持つことがわかりました。

### 3. 波及効果、今後の予定

本研究から、化石種の系統分類が進むことが期待されます。シカ族とオジロジカ亜科の間で3尖構造が異なることがわかったため、3尖以上の化石種がどちらの分類群に属すのかの判別が進むことが期待されます。エルドジカの角の分岐構造が実はシフゾウと近縁であることがわかったように、従来外形だけで分類されていた化石種の系統的位​​置が見直されると思われ​​ます。ヘラジカとの角の枝が実はトナカイの末端の枝と相同がわかったように、今まで着目されてこなかった末端の枝の構造を、本研究の視点で改めて見ることで、化石種の系統分類が見直される可能性があります。もちろん、新しく産出した化石種の系統分類にも寄与するでしょう。将来的には、化石種を含めた、シカ科全体の歴史が明らかにされることが期待されます。

#### <研究者のコメント>

2年間、シカの角の秘密を解き明かしたいという一心で、無我夢中で研究に邁進しました。発見と驚きの連続で、気づけばシカの角の進化についていくつもの重要は発見を得ることができました。博物学的研究が今なお盛んな京都大学に身を置きながら、生物の中でも最も目立つ器官の一つであるシカの角について、このように新たな知見を世の中に提供することができたことは、とても嬉しく思います。

#### <論文タイトルと著者>

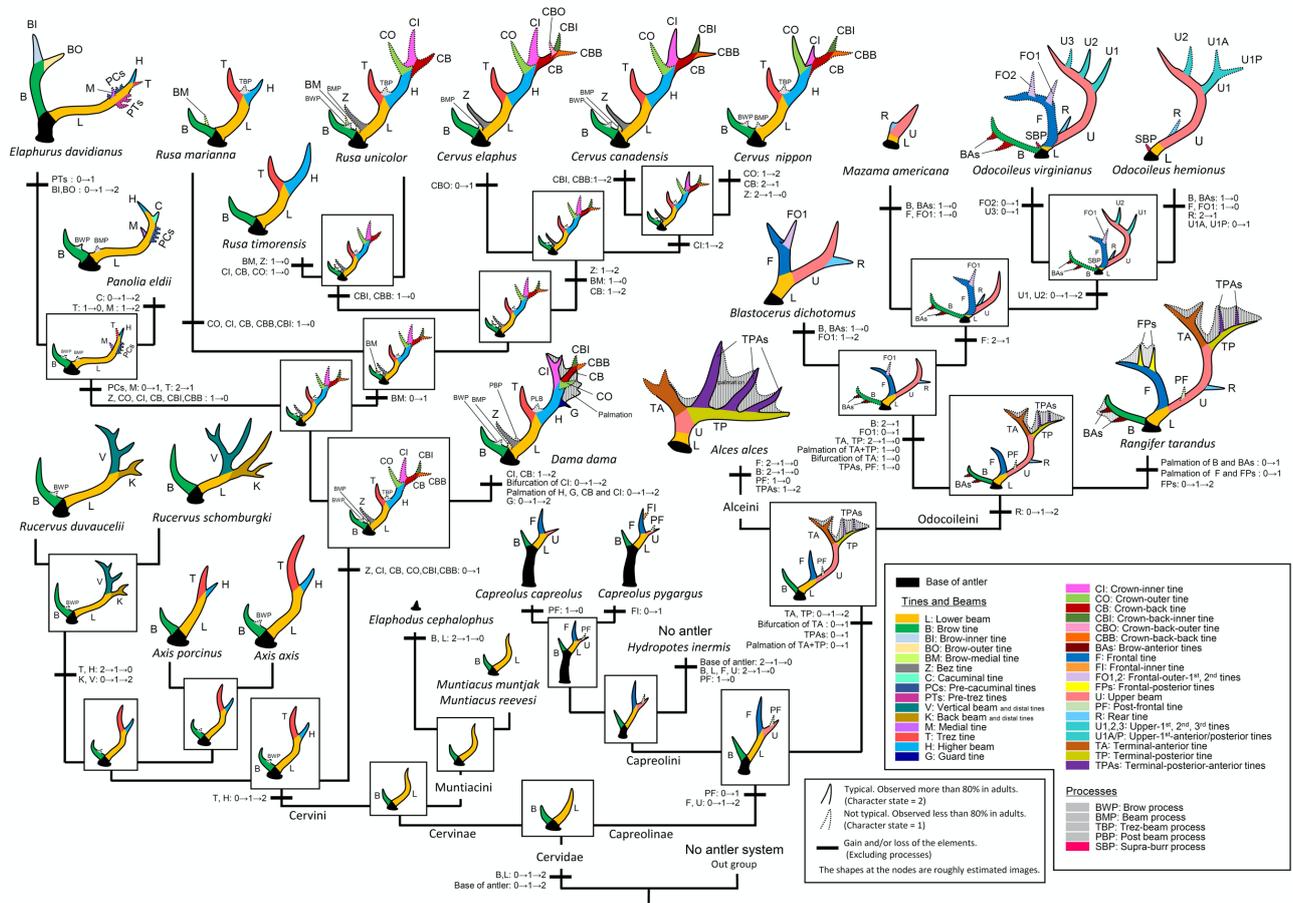
タイトル：A new viewpoint on antlers reveals the evolutionary history of deer (Cervidae, Mammalia) (枝角への新たな視点がシカ (哺乳綱シカ科) の進化史を解き明かす)

著者：鮫島悠甫、松岡廣繁

掲載誌：Scientific Reports DOI：https://doi.org/10.1038/s41598-020-64555-7

<参考図表>

本研究で明らかになったシカの角の系統進化。アルファベット記号は本研究で認定された相同な要素を表す。



※イメージ図は論文の Supplementary Information3 の図を使用。参考図表は論文本文の Fig.7 を使用。