

日本産の第四紀齧歯目化石に適用するための切歯の研究法

河村 愛* 河村 善也**

* 富山大学学術研究部教育学系

** 名誉教授

A Research Method of Rodent Incisors for the Application to Quaternary Fossils from Japan

Ai KAWAMURA* and Yoshinari KAWAMURA**

*Faculty of Education, University of Toyama, Toyama 930-8555, Japan

**Professor Emeritus of Aichi University of Education, Kariya 448-8542, Japan

Abstract

Rodents are a successful group of mammals characterized by gnawing habit. This habit is guaranteed by a pair of ever-growing incisors (I^1 and I_1) with simple morphology on each side of upper and lower jaws. Fossils of the rodent incisors occurring in a detached state are very abundant in Quaternary cave and fissure sediments yielding mammal fossils in Japan. However, most of the incisor fossils have not been studied taxonomically, because any universal research method has not been proposed for fossil rodent incisors from Japan, and because morphological characters on incisors of extant rodents inhabiting Japan have been almost unknown. Thus, we propose here a research method universally applicable to Quaternary rodent incisor fossils from Japan on the basis of measurements and observation of incisors of extant rodent species from the same country (six arvicolid and six murid species). The method comprises measurements of height (H) and width (W) of each incisor, calculation for area index of section ($H \times W$) and shape index of section (W / H), calculation for radius of curvature, measurements of length and width of occlusal surface (L_o and W_o , respectively), calculation for area index of occlusal surface ($L_o \times W_o$) and for shape index of occlusal surface (W_o / L_o), and morphological observation of section and occlusal surface. The method is a useful tool for the identification of the arvicolid and murid species, and thus is applicable to the identification of the Quaternary fossil incisors.

キーワード：齧歯目，切歯，研究法，第四紀，化石，現生標本，同定

I. はじめに

齧歯目 (Rodentia) は、現生の哺乳綱の目の中で最も繁栄しているグループで、その種数や個体数は他のすべての目の合計より多いと言われている。化石の記録は、齧歯目の繁栄が古第三紀以来ずっと続いていることを示している。齧歯目はものを齧る動物であり、そのために用いる長く強力な切歯（第1切歯）を上・下顎の片側に各1本ずつもっているのが、このグループの大きな特徴である（図1）。このような切歯は、無根歯で終生のび続けるので、齧ってすり減った分が後方から補充されるという仕組みになっている。この

ような切歯以外の切歯（第2・第3切歯）と犬歯は消失し、さらに小白歯の多くも消失していて、それらの歯がもともと生えていた場所には、歯隙 (diastema) と呼ばれる歯のないスペースができていく（図1）。齧歯目の切歯の化石は、化石産地で顎骨から遊離した状態で多産することが多いが、形態が単純であることから、一部の特徴的なものを除いて、そのような切歯の化石が研究されることは、あまりなかった。

日本では、古くは Matsumoto (1921) が岐阜県の中新統から産出した1個の齧歯目化石を、リス科の上顎切歯として記載している。その後もわずかに齧歯目の切歯化石の産出が報告されているが、近年に至るま

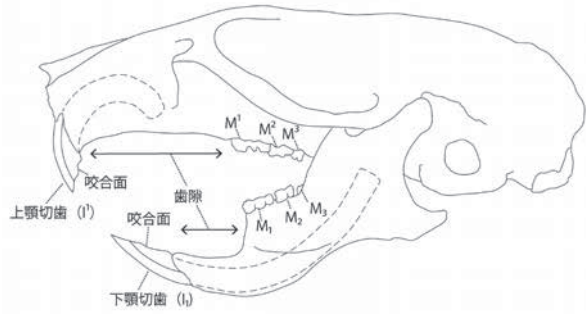


図1 齧歯目の頭骨とそこに植立している上・下顎切歯（第1切歯）の関係を表した模式図。破線で表した切歯の部分は、骨の内部に埋もれている。M¹、M²、M³はそれぞれ上顎第1、第2、第3大臼歯で、M₁、M₂、M₃はそれぞれ下顎第1、第2、第3大臼歯。

でそれらの詳しい研究は行われてこなかった。近年になって、日本各地で哺乳類化石を含む第四紀の洞窟・裂罅堆積物の研究が進展すると、そのような堆積物に切歯化石を含む大量の齧歯目化石が含まれていることが明らかになった。しかし、そのような化石の研究の中心は上・下顎骨や臼歯の化石で、大量に含まれている切歯化石（たとえば河村, 1989の写真2）については、一部のものを除いて、詳しく研究されることはなかった（たとえばKawamura, 1988, 1989）。その原因は、切歯化石についての統一的な研究法が確立されていなかったことや、化石との比較に用いることのできる日本産現生齧歯目の各種類の切歯の形態や大きさに関するデータが十分になかったことによる。日本では、洞窟・裂罅堆積物以外の第四紀の湖成・河成堆積物からも保存状態の悪い齧歯目の切歯化石が少数、産出している。長野県の野尻湖層のものが2点（河村・野尻湖哺乳類グループ, 1979, 1980, 1994）と、福井県の段丘堆積物のものが1点（安野, 1996）である。これらのうち、野尻湖層のものは詳しい計測や現生の齧歯目数種の切歯との比較が行われているが、その目的は産出化石の系統・分類学的位置の決定で、切歯化石の統一的な研究法を提案したものではない。

以上の状況から、筆者らは産出量が多いにもかかわらず、これまで研究が十分に行われてこなかった日本産の第四紀齧歯目切歯化石の研究を進めるためには、それらの研究に統一的に適用できる研究法を考案する必要があると考えた。そのような研究法は、すでに河村・花井（1985）が提案しているが、それは学会発表のみの簡単なもので、その後には論文化されることはなく、現在に至っている。そこで筆者らは、その内容を発展させ、種々の検討を加えて、化石に適用するための切歯の研究法を、現生標本の観察をもとに本論文にまとめることにした。

II. 齧歯目の切歯の形態の特徴

齧歯目の切歯化石の研究法を考えるにあたっては、切歯の形態を十分に理解しておく必要がある。切歯はそのかなりの部分が、上顎では前顎骨の内側に、下顎では下顎骨の中に埋もれているが（図1）、形態的に区別できる歯根が形成されないで、そのすべてが歯冠と見せる。そのような切歯を側方から見ると、円弧状の滑らかなカーブを描いて細長くのびる独特の形状をしている（図1, 図2）。切歯の高さや幅は前方と後方で大きく異なることはなく、表面はなめらかで、突起や窪みや溝はなく（一部の種類では溝がある）、その形態は非常に単純で、どの種類のものでも同じに見えるが、詳しく調べると種類間で形態や大きさに差があるので、それを見出す方法を考えることが、切歯化石研究の大きな鍵となっている。

切歯のカーブは、厳密には対数螺旋とされるが（Herzberg and Schour, 1941）、円弧で近似できる。上顎切歯はカーブが急で、下顎切歯はカーブが緩いので、上顎のものとは下顎のものは遊離していても容易に区別できる（図2）。切歯のかなりの部分は象牙質できていて、上顎切歯ではその上面を、下顎切歯では

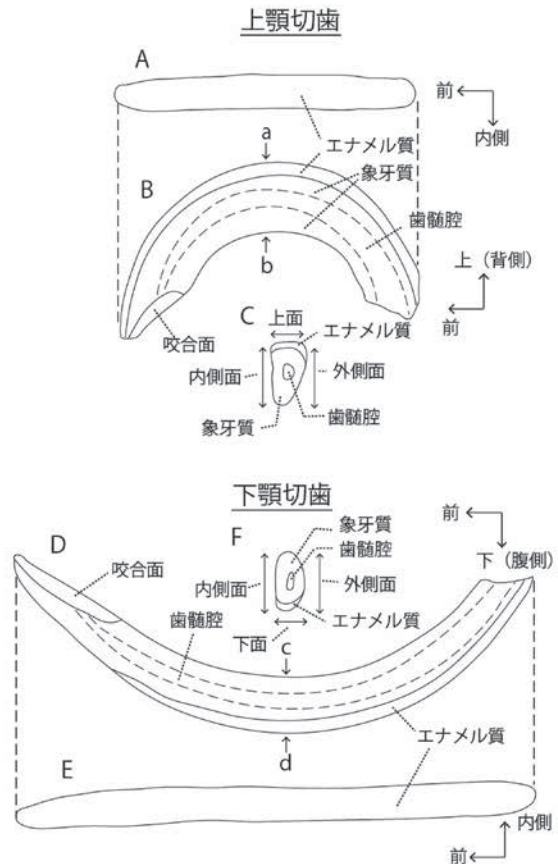


図2 齧歯目の遊離した切歯の形態を表した模式図。A：上面観（背側観）、B：内側観、C：a-bの断面、D：内側観、E：下面観（腹側観）、F：c-dの断面。内側観の図（BとD）には、歯の内部にある歯髄腔を破線で示した。

その下面を薄いエナメル質がカバーのように覆っている。内側観と外側観では、上顎切歯の上縁に沿った細長い部分と、下顎切歯の下縁に沿った細長い部分にエナメル質が見られる(図2)。切歯の前端は、ノミ状で鋭く尖っているが、このような形状は上・下顎の切歯が咬み合ったときに、より硬いエナメル質の部分が前方に突出し、より軟らかい象牙質の部分が後退することによってできると考えられる。このような上・下顎の切歯の咬み合わせによって、各切歯の前端部にエナメル質と象牙質が斜めにすり減った断面が現れ、咬合面となっている(図1, 図2)。

切歯の内側面は、上・下顎のいずれのものでも、垂直に近い平らな面になっているが、外側面は外側に向かってやや膨らんでいるので、内側面と外側面は遊離した切歯でも比較的容易に区別できる。内側面にはその横に反対側の切歯があり、外側面の横には歯がないので、このような面の形状の違いが生じると考えられる。一方、上記のように咬合面のある側が歯の前方になるので、前後と内・外側が分かれば、遊離した切歯の左右が判定できる。

切歯の内部には歯髄腔があるが、それは前方から後方に向かって次第に大きくなり、後端では後方に向かって開放している(図2)。遊離した切歯の化石で、破損がひどく咬合面や歯の後部が失われていても、ある程度の長さの歯髄腔が保存されていれば、その大きさからその化石の前後を判定できる(たとえば河村・野尻湖哺乳類グループ, 1994の図2)。

化石の研究にあたっては、上述のような特徴にもとづいて、まずその化石が齧歯目の切歯かどうかを判定する。齧歯目のものと判定できたら、次にそれが上顎切歯か、下顎切歯かを判定し、左右も判定する。さらに、化石が日本の第四紀の堆積物から産出したものであれば、次にあげる種の現生標本の計測や形態の観察の結果と比較するという手順で研究を進める。

Ⅲ. 対象とする齧歯目のグループ

齧歯目は膨大な数の種を含んでいるが、現在の日本では、近年に人為的に持ち込まれたものを除くと、リス科(Sciuridae)、ハタネズミ科(Arvicolidae)、ネズミ科(Muridae)、ヤマネ科(Gliridae)の4科に属する限られた数の種が生息している。ただし、現生哺乳類の研究者は、ハタネズミ科をネズミ科に含める分類方式をとることが多い(たとえばMusser and Carleton, 2005; Ohdachi *et al.*, 2015)。日本の第四紀の堆積物で、主に洞窟・裂罅堆積物からは、上記の4科に属する化石が見つまっているが(Kawamura, 1988, 1989など)、主に上・下顎骨や臼歯の化石の研究結果から、その中で圧倒的に多いのはハタネズミ科とネズミ科の化石であることがわかっている。そこで本論文では、この2

科の種について、現生標本の観察にもとづいて、化石にも同じように適用できる計測法や観察の方法を考案した。観察にあたっては、遊離した切歯化石と同一条件にするために、種が同定されている現生標本から、基本的には切歯を抜歯して、計測や観察を行った。

対象とした種は、ハタネズミ科のタイリクヤチネズミ(*Myodes rufocanus*)、ヒメヤチネズミ(*M. rutilus*)、ヤチネズミ(*Phaulomys andersoni*)、スミスネズミ(*P. smithii*)、ハタネズミ(*Microtus montebelli*)の6種と、ネズミ科のアカネズミ(*Apodemus speciosus*)、ヒメネズミ(*A. argenteus*)、カヤネズミ(*Micromys minutus*)、ハツカネズミ(*Mus musculus*)、クマネズミ(*Rattus rattus*)、ドブネズミ(*Rattus norvegicus*)の6種である。

Ⅳ. 切歯の研究法 1—計測法と指数の算出

1. 高さの測定

上顎切歯ではその上縁に、下顎切歯ではその下縁に接する直線を考え、それと垂直に切歯の高さを測定する(図3)。測定は、内側面が水平になるように歯を固定して行うが、前記のように内側面は平らな面なので、それを水平に固定する方が外側面より容易で、測定誤差も小さいからである。測定は、上顎切歯では上縁に沿って切歯前端から一定間隔で、下顎切歯では下

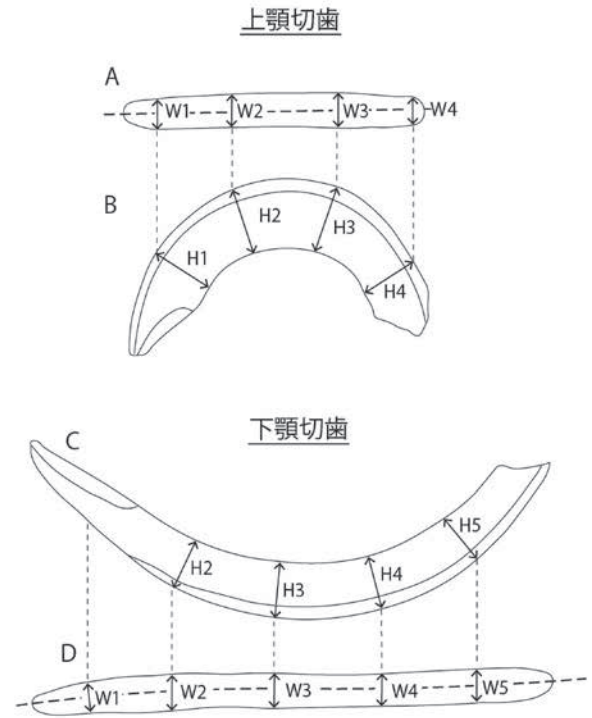


図3 齧歯目の切歯の高さと幅の計測法を表した模式図。上顎切歯では上縁に沿って、下顎切歯では下縁に沿って、前端から一定の間隔(2.0~2.5 mm)で測定するが、下顎切歯のH1は、図のように咬合面にかかる場合は測定しない。A: 上面観, BとC: 内側観, D: 下面観。AとDに入れた破線は歯の長軸。

縁に沿って切歯前端から一定間隔で行い（図3の上顎切歯のH1～H4と下顎切歯のH2～H5）、それらの平均値（Hm）を求めて切歯の高さとする。ここでの一
定間隔は、2.0～2.5 mmとする。それぞれの測定点
での値は、若齢の個体のものを除いて、大きく異なら
ないので、化石の場合は保存されている部分の中央で
測定して、その値（H）をHmに代わる値としてもよい。

2. 幅の測定

歯の長軸あるいは外側縁・内側縁に垂直な方向で、
切歯の幅を測定する（図3）。複数の位置で高さを測
定している場合は、高さを測定したのと同じ位置で、
幅の測定を行う（図3の上顎切歯のW1～W4と下顎
切歯のW1～W5）。それぞれの測定位置では、上顎
切歯の場合、切歯上面に、下顎切歯の場合、切歯下面
に接する平面をそれぞれ考えて、その平面が水平にな
るように歯を固定して測定を行う。それぞれの測定値
の平均（Wm）を求めるが、高さの場合と同様に若齢
の個体を除くと、それぞれの値は大きくは異ならない
ので、化石の場合は保存されている部分の中央で測定
し、その値（W）をWmに代わる値としてもよい。

3. 断面の大きさと形態の指数の算出

切歯の高さ（HmまたはH）と幅（WmまたはW）
が求めれば、 $Hm \times Wm$ または $H \times W$ を算出する。
この値は、切歯の断面の大きさを表す指数になる。切
歯の形態の特徴から、断面が大きければ切歯全体も大
きいので、その値は切歯の大きさを表す指数にもなる。
一方、 Wm / Hm または W / H は、断面形を表す形態
の指数になる。すなわち、この値が大きければ高さに
対して幅の広い断面形をもった切歯ということになり、
この値が小さければ縦長の細長い断面形をもった切
歯ということになる。

4. 曲率半径の算出

内側面を水平に固定し、上顎切歯では上縁に、下顎
切歯では下縁に、互いができるだけ離れた位置に任意
の2点を設け、これら2点を結んだ直線の長さ（図4
のa）を測定する。次にこの直線の midpoint から垂直に上
方または下方に伸ばした直線と、切歯上縁または下縁
の交点までの距離（図4のb）を測定する。aとbから
次の式で曲率半径（r）を求める。

$$r = (a^2 + 4b^2) / 8b$$

曲率半径が大きいかほど切歯のカーブは緩やかで、そ
れが小さいほど切歯のカーブは急である。上顎切歯で
は曲率半径が小さく、下顎切歯ではそれが大きく、両
者の間には明瞭な差がある。

5. 咬合面の長さとの幅の測定

咬合面が水平になるように歯を固定し、図5のよう

に歯の長軸に平行に、咬合面の前端から後端までの最
大長（Lo）を測定し、次に長軸と垂直方向に最大幅
（Wo）を測定する。

6. 咬合面の大きさと形態の指数の算出

咬合面の最大長（Lo）と最大幅（Wo）から、大き
さの指数（ $Lo \times Wo$ ）と形態の指数（ Wo / Lo ）を算
出する。大きさの指数が大きければ、咬合面の面積が
広いということになる。形態の指数が大きければ、幅
の広い形の咬合面、小さければ、細長い形の咬合面と
いうことになる。

V. 切歯の研究法 2—形態の観察

1. 断面の形態の観察

現生標本では、断面を観察するために抜歯した切歯
の中央で、歯を切断する。上顎切歯では上縁の接線と

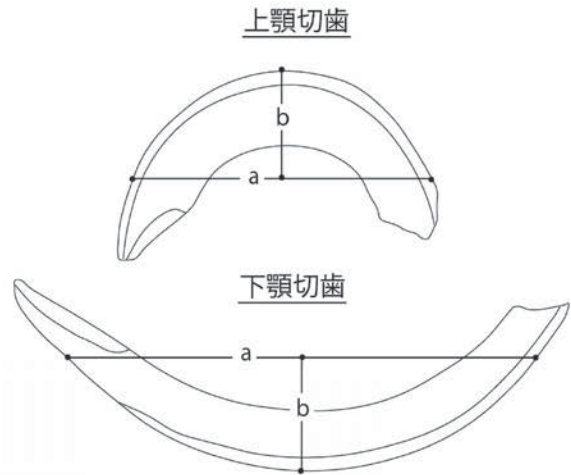


図4 齧歯目の切歯の曲率半径を求めるための測定箇所を示した模式図。a：上顎切歯の上縁または下顎切歯の下縁に設けた任意の2点を結んだ直線の長さ、b：その直線の midpoint から垂直にのぼした直線が、上顎切歯では切歯上縁と、下顎切歯では切歯下縁と交わる点までの長さ。

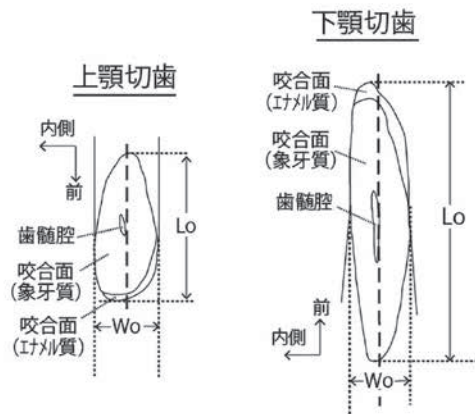


図5 齧歯目の切歯の咬合面の計測法を表した模式図。Lo：咬合面の長さ、Wo：咬合面の幅。図中の破線は歯の長軸。

垂直の方向に、下顎切歯では下縁の接線と垂直の方向に切断した断面でその形態を観察する（たとえば図2のCとF）。化石の場合は、歯の切断は行わず、その後端で断面の形態を観察する。化石では、できるだけ破壊は行わずに原形を残す必要があることや、化石の多くでは切歯の後部がもともと破損して、断面を観察できるので、そのような方法でもさほど問題がないと考えられるからである。

断面では、全体の形を観察するとともに、エナメル質がどのくらいの厚さで、エナメル質が内側面や外側面までどの位置まで達しているのかを観察する。

2. 咬合面の形態の観察

咬合面の全体の形を観察するとともに、そこに現れるエナメル質がどのくらいの厚さで、エナメル質が内側面や外側面までどの位置まで達しているのかを観察する。また、咬合面には歯髓腔の先端部が現れることが多いが、その位置や形状も観察する。

VI. 研究法の現生標本への適用

以上の研究法を、前記の日本産ハタネズミ科6種とネズミ科6種の現生標本に適用した結果、多くのデータが得られ、切歯の大きさや形態に種間差があることが明らかになった。しかし、それらのデータを示して、種間差を議論し、それを化石群集の解析に利用した実例を示すには、多くの紙面を要することから、本論文ではそれを行わず、別稿で行うこととした。本論文では、それらの多くの種のうち、ハタネズミ科の1種（ハタネズミ）とネズミ科の1種（アカネズミ）を対象を絞って、研究法を適用した例を簡単に紹介したい。

これら2種について、上・下顎切歯で高さや幅の測定値から、断面の面積の指数と形態の指数を求め、aとbの測定値（図4）から曲率半径を求め、咬合面の長さや幅の測定値から、咬合面の面積の指数と形態の指数を求めた結果、それぞれの値に明らかな種間差が見られた。一例を示すと、ハタネズミの上顎切歯では、断面の面積の指数が23標本の平均値で1.91（最大値2.46、最小値1.39）、断面の形態の指数が23標本の平均値で0.79（最大値0.83、最小値0.74）であった。それに対してアカネズミの上顎切歯では、断面の面積の指数が29標本の平均値で1.22（最大値1.50、最小値0.82）、断面の形態の指数が29標本の平均値で0.54（最大値0.58、最小値0.49）であった。

断面と咬合面の形態の観察でも、やはり明瞭の種間差があることがわかった（図6）。断面の形態を見ると、ハタネズミの上顎切歯では断面の外形が丸みを帯びた正三角形ないし半円形に近い形をしており、エナメル質は相対的に薄く、外側面ではその中央か中央よりやや下までをエナメル質が覆っており、内側面もその上

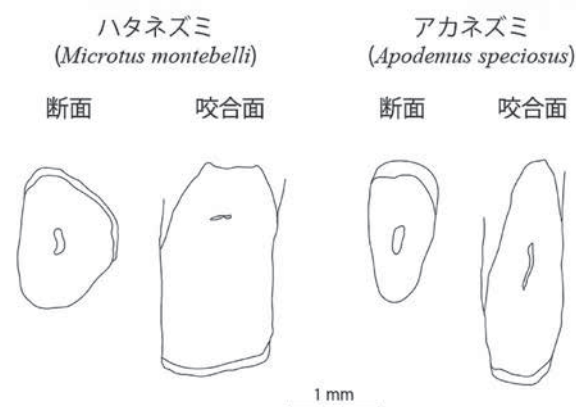


図6 現生のハタネズミとアカネズミの上顎切歯の断面と咬合面のスケッチ

端部をエナメル質が覆っている。一方、アカネズミの上顎切歯では、断面の外形が上下にのびた楕円形に近い形で、エナメル質は相対的に厚く、外側面ではエナメル質がその上端部を覆っているだけで、内側面ではエナメル質が下方に向かってのび出すことはない。

咬合面の形態を見ると、ハタネズミの上顎切歯では、その外形が前後にのびた長方形ないしは台形に近い形をしており、相対的に幅が広い。エナメル質は相対的に薄く、歯髓腔は咬合面中央より後方に開口しており、内外側方向にのびた形状を示すことが多い。一方、アカネズミの上顎切歯では、その外形が前後にのびた楕円形に近い形で、相対的に幅が狭い。エナメル質は相対的に厚く、歯髓腔は咬合面の中央付近に開口しており、前後方向にのびた形状を示す。

VII. 化石への適用とそれ以外の応用

現生標本の計測値や形態の観察結果のデータと、化石群集に含まれる1個1個の切歯化石の計測値や形態の観察結果を比べることによって、それぞれの化石の分類学的位置を客観的根拠にもとづいて決めることができる。分類学的位置は、多くのデータが一致すれば種レベルで決めることができるであろうが、ハタネズミ属のように、日本産の第四紀の化石に絶滅種ないしは現在の日本には分布しない種が含まれていることがわかっている場合は、属レベルの同定としておいた方がよいこともある。どれとも一致しないものが化石に出てくれば、今回データを得た12種以外のハタネズミ科やネズミ科のもの、あるいはハタネズミ科やネズミ科以外の齧歯目の種類を考える必要があるのかもしれない。

今回の方法で得られたデータは、哺乳類化石を大量に含む洞窟・裂罅堆積物に含まれる切歯化石の研究に有効であるが、特に威力を発揮するのは、保存状態の悪い化石がわずしか見つからない場合、たとえば湖成・河成堆積物の場合である。従来は齧歯目、あるいは

はネズミ類としか同定できなかった化石のさらに詳しい同定ができる可能性があるし、従来の研究の再検討も可能になることが考えられる。

今回の研究法の化石以外への応用としては、たとえば Weintraub and Shockley (1980) が北アメリカの材料で行っているように、フクロウなどの現生の鳥類が吐き出すことによってできるペリットに大量に含まれる現生の齧歯目の切歯の研究に使うことが考えられる。日本の材料では、これまでそのような齧歯目の切歯の分析が行われたことがないので、その分野の研究に貢献できることが期待できる。

VIII. まとめ

日本では、第四紀の洞窟・裂罅堆積物に大量に含まれるが、これまで詳しい研究がほとんど行われてこなかった齧歯目の切歯化石の研究を進めるために、日本産の現生齧歯目の切歯の観察をもとに、化石へ適用するための切歯の研究法を提案した。研究法の内容は、計測項目と観察項目に分けられ、計測項目は1) 切歯の高さと幅の測定、2) それらの測定値にもとづく断面の面積の指数と形態の指数の算出、3) 曲率半径の算出、4) 咬合面の長さとの幅の測定、5) それらの測定値にもとづく咬合面の面積の指数と形態の指数の算出であり、観察項目は6) 断面の形態の観察、7) 咬合面の形態の観察である。このような方法を、種が同定されている日本産の現生ハタネズミ科6種と現生ネズミ科6種に適用した結果、それらの中に種間差があることがわかり、そのような種間差のデータにもとづけば、化石群集でも個々の化石のより詳しい同定が可能になるので、今回の研究法の有効性が確かめられた。

謝 辞

現生標本の採集や切歯に関するデータの収集などに協力していただいた愛知教育大学卒業生の花井嗣枝氏にお礼申し上げます。

文献

- Herzberg, F. and Schour, I. (1941) The pattern of appositional growth in the incisor of the rat. *The Anatomical Record*, vol.80, p.497-506.
- Kawamura, Y. (1988) Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands (Part 1). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy*, vol.53, p.31-348.
- Kawamura, Y. (1989) Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands (Part 2). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy*, vol.54, p.1-235.
- 河村善也 (1989) 洞窟からよみがえる氷河期の動物. アニマ, no.200, p.114-117.
- 河村善也・花井嗣枝 (1985) 日本産ネズミ類の切歯形態の種間差. 日本地質学会第92年学術大会講演要旨, p.279.
- 河村善也・野尻湖哺乳類グループ (1979) 長野県野尻湖層より産出した齧歯類化石とその意義. 地球科学, vol.33, p.271-278, pl.1.
- 河村善也・野尻湖哺乳類グループ (1980) 野尻湖層産の齧歯類化石とその古生態. 化石研究会会誌, vol.13, p.7-13.
- 河村善也・野尻湖哺乳類グループ (1994) 長野県野尻湖層産「ヒメネズミ」切歯化石の分類の再検討. 第四紀研究, vol.33, p.31-35.
- Matsumoto, H. (1921) Descriptions of some new fossil mammals from Kani District, Prov. of Mino, with revisions of some Asiatic fossil rhinocerotids. *Science Reports of the Tohoku Imperial University, Second Series*, Vol.5, p.75-91, pl.13-14.
- Musser, G. G. and Carleton, M. D. (2005) Superfamily Muroidea. Wilson, D. E. and Reeder, D. M. (eds.) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference* (3rd ed.), p.894-1531. The Johns Hopkins University Press.
- Ohdachi, S. D., Ishibashi, Y., Iwasa, M. A., Fukui, D. and Saitoh, T. (eds.) (2015) *The Wild Mammals of Japan* (2nd ed.), 506pp., 4 maps. Shoukadoh and the Mammal Society of Japan.
- Weintraub, J. D. and Shockley, G. (1980) Use of incisors to identify rodent genera in owl pellets. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, vol.79, p.127-129.
- 安野敏勝 (1996) 福井県の後期更新統より哺乳類 (齧歯類) 化石の発見とその意義. 福井市自然史博物館研究報告, no.43, p.1-6.

(2022年9月21日受理)