

動物生態学の諸問題3：

数種偶蹄類における雌獲得のための闘いの

模擬戦用武器としての角の進化

(性淘汰と自然淘汰の相互関係に関する問題について)

S. A. Severtsov

訳：藤巻裕蔵・和田一雄

第1章 まえがき

この論文で、適合的諸関係のカテゴリーの一つ、すなわち数種の偶蹄類における雌獲得のための雄の闘いの武器としての角の構造と進化をより詳しく解析したい。雌獲得のための闘いは、多分脊椎動物では種内関係の統一的な型であって、これは生存のための闘いにおける死亡に、さらに雄の死亡を加えるものである。種の特定のグループの個体の死亡がこのように加わることは、淘汰の特別な条件をつくり、それに対応する器官の進化に影響するであろう。選択要因となるのは、同種の雄で、そのため生物学的要因は種全体に見られる一般的な生存のための闘いの諸要因とは根本的に異なる。基本的な原則にしたがい、相対する雄同士がもっと激しく執拗に闘うための適合的武器は、進化の過程で相手を殺すことなく、闘いを模擬戦の性質にするような構造を獲得するというを示したい。

中世に闘技場での騎士の試合は馬上模擬戦と言われた。騎士たちは貴婦人の名誉にかけて刃のない槍や剣で戦った。闘いは非常に激しかったが、模擬戦用の武器を使うので競技者はほとんど死ぬことはなかった。軽傷や打撲傷は普通であったが、ときには運の悪い、または不器用な競技者が担架にかつがれて闘技場から出ていった。それと同じようなことが自然でも起こる。

多くの野生動物で雌獲得のための闘いは、普通負けた方が逃げることで終わる。闘っている両者の激しさや執拗さにもかかわらず、ほとんど重傷を負うことはない。勝った方は負けた方を追いかけることはなく、雌の方に急ぐ。このような比較的危険のない闘いの結果になるのは、武器の構造や雄に様々の保護適応があることと密接に関係している。このように、種内関係は、闘いの危険性を少なくし、種の進化の方向に影響するということがわかる。有蹄類はこのようなグループで、これらの研究によりこのような問題を解明できる。有蹄類の角は、種内の相互関係の影響で進化するので、適合的にでき上がったものである。有蹄類の比較研究は非常に困難である。大部分の種の繁殖生態は十分に研究されていない。雄同士の闘い方法、すなわちそれらが角をどのように使うかについての報告はわずかしかない。そのため多くの場合、角の形から判断して、よく知られている種からの類推で、角の使い方に結論を出すことになる。残念ながら、科学に広く使われているこの方法は、必ずしも十分な解答を出すわけではない。第二の非常に困難なことは、モスクワの動物学博物館にある外国産の種についての資料が不十分なことであった。そのため、ある場合には本の図を使わなければならなかった。このような欠陥があっても、この問題は進化論だけではなく、国民経済の

実際にとっても興味あるということに、生物学者たちの目を向けさせると期待できるので、やはり私は集めた資料を発表できると思う。野生動物を産業的に利用するとき、一夫多妻のような重要な問題については、種内関係と雌獲得のための雄の闘いから結論が得られることを以下に述べてみたい。

残念ながら、現在生存のための闘いにおける一般的な死亡から雌獲得のための闘いにおける雄の死亡率をはっきり区別できるような唯一の種はオットセイ (*Callorhinus alascanus*) しかない。そのため、有蹄類に関する問題の設定を明らかにするのに、まずオットセイの生態について簡単に述べ、これらでの雌獲得のための闘いの結果を検討する必要がある。

春にオットセイはプリビロフ諸島に着き、自分の繁殖場所を占める。6~7歳以上の成体雄はそれぞれ別の場所を占め、自分の周りに雌を集めてハーレムをつくる[訳注：現在プリビロフ諸島のハーレムのブルの主体は10~13歳]。ここで交尾や子を出産する。オットセイは近くにいる雌を獲得しようとするので、これらが島にいる間じゅう雄の間で争いが起こる。このとき雄は歯で雌の頸すじをつかまえ、自分のハーレムに連れて来る。雌を連れていかれた雄は、相手の雄にとびかかり、闘いが起こる。負けた方は通常海に逃げる。このような闘いで受けた傷は、耳が裂けたり、前肢が咬み切られたり、頸や胴が咬まれたり、その他の傷で、致命的ではないが、それでもこのような傷は多分かなり多くの場合にさらに死亡を増やす原因となる。オットセイの群れの性比と年齢構成について純粋に産業利用のための長年の統計から死亡率を計算できる。オットセイの幼体は生後1年目に生まれたうちの平均40%が死亡し、2年目に雄も雌も同じように10~12%死亡する。雌は2歳で初めて出産する[訳注：プリビロフ諸島では4歳から、コマンドル諸島とロベン島では3歳から出産を始める]。雄は3年目まで成体雄と一緒に移動し、子連れの雌とは離れているが、6~7歳までには島に別の繁殖場所をもつようになる。オットセイは十分に大きくなって強くなる6~7歳以上で交尾する。雌と雌を持たない雄の死亡率は等しく、1年に10~12%と算定される。6歳以上の雄の死亡率は30%にまで増加する。

観察によると、雌獲得のための闘いに負けた個体はすぐに死亡しないので、成体雄の死亡の増加は、雄同士の闘いで受けた傷やハーレム防衛での衰弱のため、海を回遊中の危険を避ける能力が弱まっているということだけで説明できる。強く、闘いであまり傷を受けていない雄は、回遊で生命を脅かす危険によく耐える。雌獲得のための闘いの結果、淘汰によりオットセイの性的二型が生ずる。雄は雌の2倍の大きさである。雄は頭と頸に咬傷がつかないように、たてがみをもっている。オットセイの生長期間は6~7年である。1年に18%に達する雄の死亡が加わる結果、雄の相対数が減少した(図1の生存曲線を参照)。

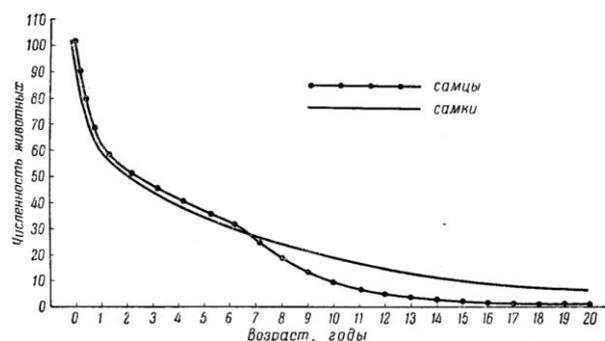


図1. オットセイの雄と雌の生存曲線。縦軸=生存数，横軸=年齢，上の線が雄，下の線が雌。

このように、雌獲得のための闘いの結果、個体群の性比が非常に変化することで、直接に一夫多妻制が生ずる。一夫多妻制は全体としての個体群の生産力を高めるので、このような変化は種に有益である。もし雄と雌の死亡率が同じだと、オットセイで見られる標準の出生で雌49~50、雄50~51で、100頭から50頭の子が生まれることになる。もし雄1頭に10頭以上の雌が適当であるとする、子の数はそれに応じて多くなる。オットセイの闘いの武器である犬歯は、模擬戦用の武器の性質をもっておらず、餌をとるためと同時に雌獲得のための闘いにも使われる。その代わり性淘汰の結果、雄に特別の保護器官であるたてがみができ、これによって他の雄との闘いで犬歯により深い傷を受けないよう頭や頸を保護する。

私はこの例についてさらに述べ、軽い傷でも雄の闘いは死亡が18%も加わる原因となり、このことが淘汰により性的二型をもたらしたことを示したい。有蹄類について追加の死亡を数量で表せないが、そのことが種の進化の要因であることを疑うことはできないだろう。このことで、雄の個体発育の期間がより長くなって体が大きくなり、武器が特殊化し、ついには多くの種で見られる一夫多妻制になることが証明される。多くの有蹄類の武器となるのは角であると考えられるが、ある場合には歯や蹄であろう。一部の種で角は、肉食動物との闘いにも雌獲得のための同種の個体との闘いにも使われる。一部の種は家族または雌雄(一夫一妻)で生活し、ある種は群れで生活しているが、この場合、交尾期に雄は他の成体の雄が群れの中にいることを許さない(一夫多妻制)。いろいろの種で一夫多妻制の発達段階は同じではない。有蹄類の様々な種の角と繁殖生態との比較によって、角の形の進化と種内関係の進化を理解できる。

第2章 シカ類の系統分類とその角

シカ類やその他の偶蹄類で、角は雌獲得のための闘いにおける雄の重要な武器で、角を見ることにより性淘汰の影響を受けた器官の進化をたどることができる。私は、特殊な用途の器官の進化を研究するという課題を提起し、そのため他の器官系に基づいて確立されたグループの系統発生または分類に基づかなければならない。有蹄類の系統発生と分類に関する文献から分かったことは、このグループの一般的に認められた分類はなく、完全な系統発生の体系に関する古生物学の資料は現在不十分であるということである。

Abel (1926)は、シカ類の化石の同定は多くの場合角に基づいて行われているが、その角をもつ種が歯、頭骨、四肢について記載されているシカ類のどの種に属するかを決めることは困難であると述べている。このことは、化石種に関するわれわれの理解を非常に混乱させている。傍系の系統で、現在の動物相に残っていないシカ類の多くの種が中新世以降にいた。しかし、繁殖生態を観察できる現存の種の系統発生が重要なので、これらのシカ類はここで述べる主題にとってそれほど重要ではない。したがって、現存のシカ類の系統樹を造るのに重要な意義をもつのは、現在生存している属や種の種類であって、この科の化石種が必要となるのは、現存の種が分かれた時期を決めたり、その生活型の特徴を明らかにするようなどきだけである。シカ科(Cervidae)の一般に認められた分類体系ではなく、現在ある体系のうち最も正当なものを批判的に検討し、選ばなければならない[この問題では、K. K. Flerovの多大の協力があつた]。

偶蹄類の系統発生を概観し、このグループのより高等な種の諸特徴の出現の順序を明らかにするのに、系統樹が役立つ(図2)。この図を描くための反芻類の基本的区分は、K. K. Flerov

の資料によって多少改変したRomer(1938)の系統樹である。

全ての反芻類の最も重要な特徴は、胃が多室で、上顎切歯が退化し、砲骨(os cannon)があることである。すでに始新世には偶蹄類の共通の幹からラクダと化石のアンフィメリックス科(Amphimericidae)が分かれた。漸新世にマメジカ科(Tragulidae, ジャコウジカ科(Moschidae), シカ科(Cervidae), ウシ科(Bovidae)が出現した。シカ類の最も古い種類, 現生のシカ類の最も原始的な種, レイヨウ類は多くの特徴の点でマメジカ科に似ている。現在の動物相でマメジカ科にはマメジカ(*Tragulus*)とミズマメジカ(*Hyaemoschus*)の2属がいる。後者は南アジア, スンダ列島, アフリカのよく繁茂した藪に生息している, マメジカ類は反芻類の進化の初期段階の一つのレリックと思われる。これらの上顎切歯は退化したが, これはもちろん草や葉を噛み取る反芻類に固有で特別な能力が備わっていることと関連している。しかし, マメジカ類の胃は高等な反芻類のように4室ではなく, 3室である。これらにはまだ第三胃はなく(Psalterium), 砲骨があり, 側面の中手骨は比較的細くなっているが残っている。楔状骨(cuneiforme)は立方舟状骨(nariculo-cuboideum)と癒合している。肢には臭腺がある。多くのシカ類やレイヨウ類に固有の眼下腺は, マメジカ科にはない。生活様式, 体のプロポーション, 体が小さいことから, マメジカ科は下等なレイヨウ類であるダイカー亜科(Cephalophinae)やプーズー属(*Pusu*), マザマ属(*Mazama*)のシカに非常によく似ている。しかし, これらの最も原始的な反芻類の型では, 胃はすでに3室ではなく4室で, 中手骨は非常に小さくなっており, これらの大部分では, 眼下腺と角が発達している。ジャコウジカ(*Moschus*)やキバノロ(*Hydropotes inermis*)といった角のない種, また小さな角をもつキョン亜科(キョン(*Muntiacus*)とマエガミジカ(*Elaphodus*))はマメジカ科の特徴である長い上顎犬歯をもっている。

ウシ科については触れず, シカ類について述べる。

Lydecker(1915)は, 大英博物館の目録に直線的な配列でシカの属や種を挙げており, その系統発生についてはなにも述べていない。Pocock(1919)はこれらを亜科にまとめている。彼は, 全てのイギリスの研究者たちと同様に, BrookとGarrodの慣例にしたがい, 中手骨の構造によってシカをTelemetacarpaliaとPlesiometacarpaliaの二つのグループに分けた。Pocockは鋤骨の状態を非常に重要であるとしているが, この骨はある種では鼻孔の後方で分

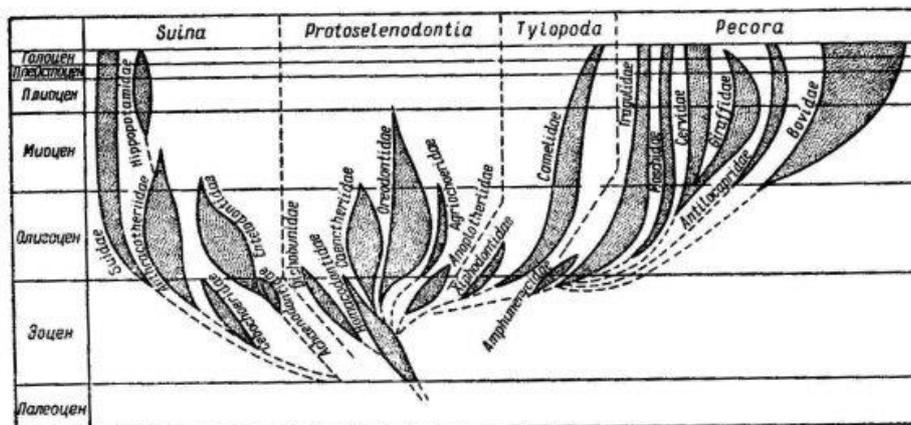


図2. 偶蹄類の系統樹(Romer(1938)を改変). 左欄の時代区分は, 上から沖積世, 洪積世, 鮮新世, 中新世, 漸新世, 始新世, 暁新世。

かれており、ある種では分かれておらず、結局彼は、立方舟状骨と癒合しているのが二つの楔状骨か、または一つだけかということが分類の重要な特徴の一つと考えた。

私は、Pocockの分類には従わない。それはFlerov(1950)が現生と化石のシカ類の形態の詳細な研究に基づいて最も根拠のあるシカ類の分類を行ったからで、それを次に挙げる。

ジャコウジカ科 Moschidae

シカ科 Cervidae

パレオメリックス亜科 Plaeomerycinae, 古いシカ類 : *Amphitragulus*, *Dremotherium*, *Palaeomeryx*, *Blastomeryx*

ドロモメリックス亜科 Dromomerycinae : 絶滅したアメリカの独特なシカの大きなグループ

キョン亜科 Cervulinae : *Dicrocerus*, *Eustyllocerus*, *Muntiacus*, *Elaphodus*

キバノロ亜科 Hydropotinae : *Hydropotes*

シカ亜科 Cervinae : *Cervavitus*, *Capleolus*, *Cervus*, *Elaphurus*, *Megaloceros*, *Eucladoceros*, *Alces*

アメリカジカ亜科 Neocervinae : *Pudu*, *Mazama*, *Odocoileus*, *Merenelaphus*, *Rangifer*

シカ類をPlesiometacarpaliaとTelemetacarpaliaに分類することは多分根拠不十分である。骨格の構成部分の退化は、確かな特徴にならないかもしれない。このような観点をもっているのはWeber(1904)で、わが国ではFlerovである。しかし、この特徴によってTelemetacarpaliaの種からPlesiometacarpaliaの種を分化させることも、またその反対もできない。これらの系統のそれぞれが、中手骨が退化していなかった祖先から生ずる。一部の種の退化の過程は非常にゆっくりと行われたであろう。Flerovは科学アカデミーの動物学博物館のキョン亜科のコレクションの標本を調べたが、この亜科の側面の中手骨には上部と下部の痕跡が残っていた。そのためキョン亜科はPlesiometacarpaliaにもTelemetacarpaliaにも属さず、このことはこの亜科が非常に古いことを示している。

ここで古生物学の資料を検討する。古生物学者たちは、やむを得ず分類のため骨格の諸特徴を使わなければならない。古いシカ類で、このような諸特徴となるのは、歯と四肢の構造である。古いシカ類は、大きさと骨格の諸特徴によるとマメジカ科に近縁であった。化石のシカ類の系統樹をつくったのは、Loomis(1923)である。彼はその起源に*Ge locus*を置いた。それから一つの系統が、*Lophiomeryx*, *Dremotherium*, *Dorcatherium*を経て現在のキバノロ(*Hydropotes inermis*)になり、もう一つの系統が*Micromeryx*と*Amphitragulus*を経て*Palaeomeryx*になった。*Palaeomeryx*はシカ類だけではなく、キリンの祖先と認められる。*Palaeomeryx*からは、キョン亜科の系統が分化した後に、現在のシカ類の共通の祖先と認められている*Dicroceros*となる一つの系統が生じた。Loomisによると、アカシカ(*Cervus elaphus*)は*Dicroceros*から*Blastomeryx*と*Merycodus*を経て直接に生じた。他のシカ類はその後分化し、ダマジカ(*Dama*)、ルサジカ(*Rusa*)、アクシスジカ(*Axis*)という中心的グループを形成し、これらから一方にマザマとオジロジカ(*Odocoileus*)の系統が、もう一方にヘラジカ(*Alces*)とトナカイ(*Rangifer*)が分化した。シカ類に近縁の起源からキリン(化石の*Sivatherium*)も分化した。ジャコウジカ科(Moschidae)の系統は漸新世下部から独立したことが示されている。これは鮮新世になってジャコウジカ(*Moschus*)とマメジカ(*Tragulus*)の2属に分かれた。

Abelは現在のシカ類が*Amphitragulus* Pomelから生じたとしている。このシカには角がなかった。下顎臼歯の歯には*Palaeomeryx*に特徴的なエナメル質の畝があり、涙窩と篩骨孔がよく発達していた。近縁の*Dremotherium*属はすでに発達した中手骨をもっていた。*Palaeomeryx Meieri*は体の大きさの点ではアカシカに近かったが、角をもっていなかった。他の種はもっと小さかった。この属の古い種は1尖の角をもっていたが、もっと後の種は2尖の角をもっていた(例えば、ヨーロッパ中新世中期の*Dicroceros*)。角の脱落はずっと後の種になって見られようになった。*Dicroceros*はキョン亜科に属する。しかし、Hilzheimer(1923)は、この種をシカ亜科(Cervinae)に入れた。Schlosser(1924)は、ノロ属とキョン亜科がもっと古い独立した亜科から生じたとし、その亜科に属するものとして、*Procervulus aurelinaensis* Gaudryを考えていた。後者から一方にはキョン亜科が、もう一方にはノロ属が分かれた。彼はノロ属をハンガリーの鮮新世から出土し、ノロ型の角をもち、*Palaeomeryx*のように歯にエナメル質の畝をもった*Capreolus loczii* Polig.をとおして*Procervulus aurelianensis*と結びつけた。Zdansky(1925)は、この問題がまだ未解決であると考えた。彼は、キョン類と*Dicroceros*が、まだ研究されていないもっと古いシカ亜科から生じたとした。ロシアの鮮新世のピッパリオン属(新生代初期のウマ)に*Cervavus*の特徴をもつPliocervinaeの原始的なグループが見つかった。*Cervavus*については歯の記載しかないのので、Zdanskyはこれを全てのシカ類の系統が経た進化の一定の段階だけに見られる寄せ集めの型と考えている。

SchlosserやZdanskyの観点は、Abelも賛成しているが、彼らの見解にいくつかの相違があるものの、シカ類の系統分類には非常に重要である。もしキョン類やノロの化石となった祖先が中新世下部のいろいろの亜科のシカ類に属したであろうとすると、アメリカジカ類、ヘラカ、アカシカといった他の亜科の祖先も、現在の種に見られる角やその他多くの特徴をも

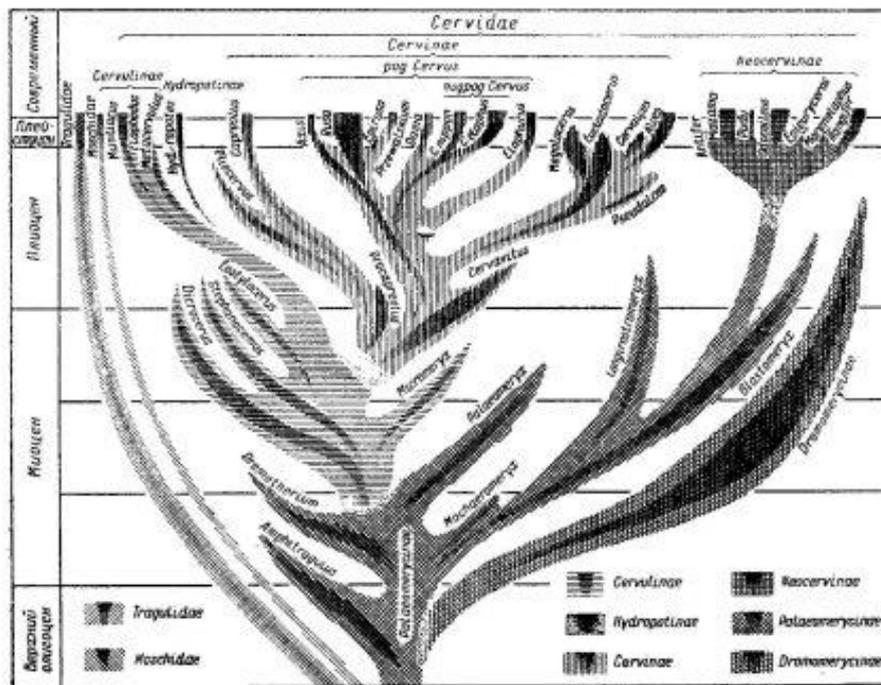


図3. シカ類の系統発生の模式図(Fieroによる)。左欄の時代区分は、上から現在、洪積世、鮮新世、中新世、漸新世上部。

ジっていなかったが、独立したグループとして同時に生存していたという結論を当然出さなければならぬ。現在の知識の段階で最も根拠のあるシカ類の系統発生の模式図を示しているのは、Flerov(1950)である(図3)。

あるグループのその後の進化に対する初めに獲得した適応の影響について述べたA. N. Severtsov(1941)の生態学的形態学説に基づいて、動物の摂食器官と運動器官の変化を動物の生態と結びつけることができる。中新世下部のマメジカ科の系統の一つでは、4室の胃を獲得することにより、食物の消化吸収がよくなり、死亡が少なくなった。個体数が増加すると、これらは初めに生息していた、現在のマメジカが生息しているような繁茂した藪のある生息場所から、他の環境、多分疎林のようなもっと開けた場所に移った。新しい生息場所の諸条件は、より速い運動を要求した。このため、側面の中手骨が退化し、砲骨が長くなり、かかとの立方舟状骨と楔状骨が癒合し、後肢が強くなるという四肢の前進的進化が起きた。おそらく、これらの変化はいろいろのグループ、例えばプーズーやキョン類では無関係に起きた。古生物学者が根拠とする四肢や歯の進化は、このグループの生物学的発展の過程で、生息場所の変化を起こしたシカ類の祖先の適応放散の一定の段階に対応するという指摘が重要である。多分、進化の同じ段階は、頭骨の変化、例えば後鼻孔で分かれているかいないかという鋤骨の状態にも対応する。古いシカ類はレイヨウ類に非常に近かった。スイギュウとヘラジカの鋤骨の平衡現象は、共通の起源から生まれた型が新しい生息場所に移動し、似た形態になることで、適応の同じ問題を解決するという仮定だけによって理解できるであろう。

高木林のあるより開けた生息場所に移ることにより、体が大きくなり、より大きな群れとなるという一連の進化的な変化が起きた。雌獲得のための闘いの武器としての角の形成、またその種の個体が互いに見つけ合うのに役立つ様々の臭腺(眼下腺、足腺など)の形成を伴う雄と雌の新しい関係が生じた。諸特徴の性質によると、シカ類の主要なグループは非常に早くに分化したことが分かる。シカ類はすでに漸新世に分化してしたが、いずれにしてもこれらに角が形成される前に、このようにそれぞれの主要なグループに無関係に分化したことは多いにあり得ることである。この仮定に合うのは、ジャコウジカ(*Moschus moschiferus*)とキバノロ(*Hydropotes inermis*)の雄には角がないが犬歯があり、これらはその特徴をマメジカ上科(Traguloidae)に近い進化の段階から多分もっていたということである。犬歯があることは、シカ類の祖先の進化の非常に早い段階ですでに雌獲得のための闘いが行われていたことを証明している。またこのことは、シカ類やレイヨウ類に見られる臭腺もすでにあったことを示している。

Weber(1904)は、有蹄類の臭腺と群れ生活との関連について述べている。もちろん、このことは正しいが、おそらく生息場所の諸条件はどの腺の発達にも重要な役割をはたしたことを忘れてはならない。四肢の腺の分泌物は、草や灌木のいろいろの高さに残る。頭部の腺の分泌物は、多分カモシカ類の角基部の腺の臭いのように空気の流れて広がり、密生した藪ではなく、高木林のもっと開けた所に生息する種だけに発達した。詳しい比較観察は、残念ながらまだ行われていないが、生息場所のどのような諸条件でシカ類の臭腺が発達するか、または小さくなるかの解明に役立つであろう。

シカ類の系統発生の明らかにした上で(図3の系統樹を参照)。角の進化に関する問題に移ろう。シカ類と洞角類の角骨(os cornu)の個体発生とこの骨の分岐的進化は、まるで4室

の胃をもっていたマメジカ上科の系統発生の段階で、角は額骨の突出部の形でこれらの共通の祖先に現れ始めたことを示すかのようである。それらが相同的ではなく、収斂的に形成されたものかもしれない。

キョン亜科、シカ亜科、他の大部分の亜科は中新世下部に分化したシカの角のない型から生じた。マエガミジカ属(図4)(キョン亜科)では現在まで1尖の小さな角をもっている。アメリカジカ亜科にも、マザマ属やプーズー属(図5, 6)のように1尖の角をもつ種がいる。全てこのことは、角の構造や角枝の相同に基づいて行われたシカ類の系統分類が相当の改訂を必要とすることを示している。角に基づいてシカ類の系統をつくった研究者たちは、角枝の相同を確かめようと多くの努力をし、機知を働かせた。

上に挙げた諸事実は、角枝の相同については亜科または属、すなわち小さなグループの範囲内だけで述べることができ、亜科同士の比較のときには述べるできないことを証明している。2種の角枝の相同が証明された場合、このことは、2種が分類学的に近縁であることの証拠になるであろう。相同はいろいろの方法によって確かめられるが、シカ類の角の相同の研究と関連して、特殊ではあるが非常に興味深く、特別の研究を要する問題が生じる。大部分の研究者たちは成体の角だけを研究し、その状態によって角枝の相同を決めた。Pocock(1933)は初め角の個体発育の歴史を研究し、シカ類の角が常に大きくなって枝分かれすることを確認し、角枝の形成を示す非常に便利な方法を提案した。前部の角枝はa(anterior)という文字で示され、後部のそれぞれの角枝はp(posterior)という文字で順に番号を付けて示される。Pocockは角の発生学の研究に基づき、キョンの前部の角枝、ノロの下部の角枝、アカシカの眉枝、またオジロジカの下部の角枝も、相同的に形成されたと考えたに違いない。Weberはノロに眉枝があることを認めず、シカ類を眉枝をもつものともたないものの2グループに分けていいる。実際、これらの種の複雑な角は無関係に形成されたので、彼は正しい。キョンに近縁のマエガミジカ(図4)の角には角枝がない。ブラジルのマザマ(図5)は1尖の角をもっている。トナカイはアメリカジカ亜科(Morenelaphus型)から生じたので、その角はアカシカの眉枝と氷枝に相当する構造と機能をもっており、相似的に形成されたものであることが分かる。眉枝の機能は相手の攻撃から顔面を護るものであるが、ノロの角の前部の角枝にはこの機能がないので、Weberが考えたように、ノロには眉枝がない。このように、Weberの単純な比較解剖学的なアプローチは、Pocockの発生学的なアプローチより正しい。

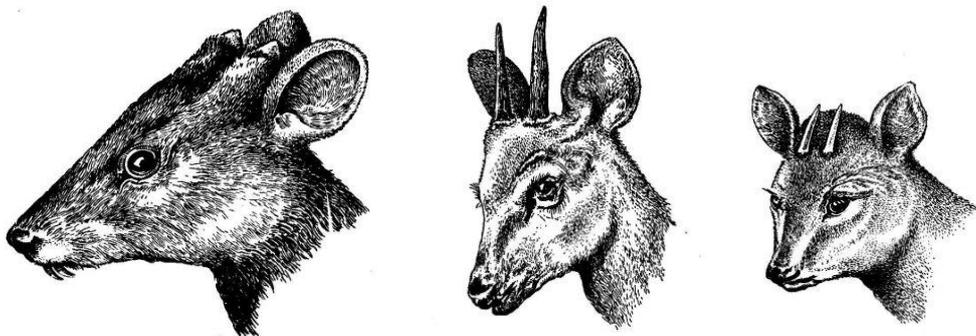


図4(左). マエガミジカ(シカ亜科)の頭部. 図5(中). *Mazama rufa* (アメリカジカ亜科)の頭部. 図6(右). プーズー (アメリカジカ亜科)の頭部.

角枝が又状に枝分かれする角の発育の仕方を説明する発生学的資料は、角の相同の証拠にはなりえない。古生物学や分類学の資料によると、それぞれの亜科のこれらの角枝は、相同的に、すなわち祖先から受け継いだ一般的な種内関係の影響の下で無関係に発達してきた。

第3章 角枝の位置と数に関連したシカ類の角の機能

普通の見解では、有蹄類の角は相手を突いたり刺したりする武器と考えられている。このような角の働きは、原始的なシカ類の比較的短い1尖の角だけについて言えることである。攻撃は、頭を下から上や前へ動かして行わなわれる。角枝の多い角をもつシカ類では、角の機能は複雑である。突き刺す機能と同時に、防御の機能ができる。すでに前部の角枝(a_1)のある2尖の角は、相手の角枝をからめ、傷を受けないように護ることができる。このように、シカ類の角は雄同士の闘いでより複雑な役割をはたす。

図7に闘うノロの雄を描いた。これらはそれぞれ頭を下げ、角で相手を突き刺そうとするが、相手の角とぶつかって交叉する。打ち合うとき、角は相手の角枝や角幹基部にぶつかり、これらが攻撃を受け止めるか、または角が相手の角幹基部の間に入り込む。突き刺すという局面は、当然押すという局面に変わる。闘っている個体は、互いに押し返そうとする。力強く敏捷な試合が、相等しく同じように武装した闘士同士の間で行われる。しかし、消極的に押すような闘いは、例外的であったであろう。それぞれ闘っている個体は、相手の角の攻撃をかわし、自分の角をはずし、角で突き刺そうとするが、相手はそれに逆らうのである。角が上端でからみ合うと、それをはずそうとして頭を持ち上げることになるが、この動きで角幹がはずれ、相手と直接に向かい合っていた状態から解放される。闘うとき、頸、胴、四肢の筋肉が強く緊張する。このことは肢の状態と闘いの場所で深く掘り起こされた地表によって明らかである。一方の雄が後退すると、もう一方の雄も後退する。私の個人的な観察によると、ウラルのノロの雄が闘った場所では、地面が長さ7~8m、幅約5mの範囲で掘り起こされている。ヨーロッパノロ(*Capreolus capreolus capreolus*, 図8, 左)では角が細くて弱々しく、角枝が3本を越えることはないが、オオノロ(*Capreolus capreolus pygargus*)では角がより大きく、角枝が多く、角の間隔が広い。ノロの闘いの方法を考慮すると、これらの亜種間の相違は互いに隔離された個体群に見られる雌獲得のための闘いでの淘汰によると言える。

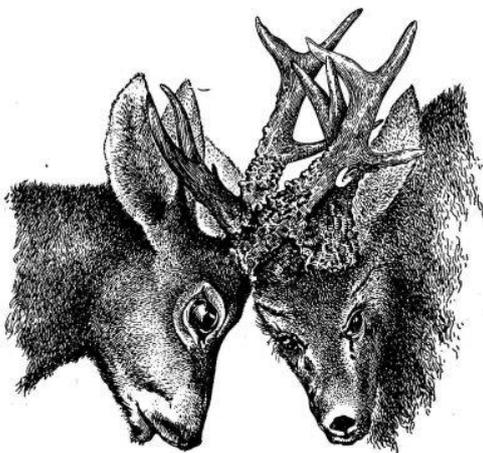


図7. 闘うヨーロッパノロの雄.

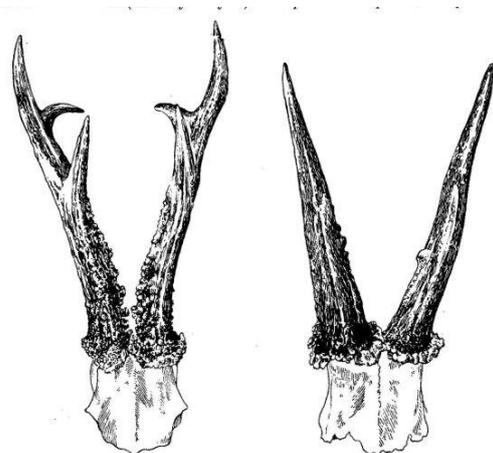


図8. ヨーロッパノロの角. 左=正常な角, 右=「殺し屋」の角.

一般にノロの角には非常に変異があり、しばしば角枝の数が多かったり、少なかったりする。ときには、幼体またはノロの古い祖先の段階を反復するような1尖の角をもつ成体の雄が見られる(図8, 右)。このようなノロは、闘いでしばしば相手を殺すので、狩猟の文献では「殺し屋」と言われている。角枝のない角は相手の角枝の間を容易に通り返し、体に達する。もちろんこのような角は体に深く刺さり、危険な傷を負わせる可能性が大きい。そのため、狩猟業ではこのような雄を射殺する必要がある。1尖の角による闘いが致死性をもつことは、シカ類の角枝のある角の模擬戦性をはっきりと示している。それとともに、経験のある猟師は、闘いのときノロの角はアカシカの角より危険であると考えている。ノロはアカシカより頻繁に互いに傷つけあう。しかし、後部の角枝があつて角が体に深く刺さらないようになっているので、傷はあまり深くないと考える必要がある。

私はウラルとペロヴェジュスクの森で数年間ノロの追いかけを観察した。夜には雄のうなり声で、どこか小高い所の周りを雌雄が走り回るのが分かる。朝には露に濡れた草むらに夜に追いかけ合っていた雌雄の足跡を見つけて調べることができる。ときには、ノロの雌がヤナギの大きな繁みの周りを歩き、はっきりと分かる踏跡をつける。普通は1頭の雄が追い回す。私は3年間で一度だけ、雄たちの打ち合いが行われた場所を見つけたことがある。多分、ノロの打ち合いはアカシカほど頻繁ではなく、雌をもたない雄が、すでに近くに他の雄がいる雌を追い回し始めるときだけ起こる。しかし1939年にバシキル自然保護区でノロの雄が相手を殺したことがあった。

アカシカの追いかけの性質は異なっている。毎年同じ森林内の草地に、7~8歳以上の強大な雄が自分の雌を連れて現れる。雄は頻繁に自分の群れの周りを走り回り、うなり声をあげ、蹄で地面に窪みをつくり、角で灌木や若木をゆさぶる。そのうなり声で雌をもたない雄たちが近づき、うなり声をあげて応える。アカシカは相手を見つけると、激怒し、地表を引っかき、灌木や樹木を角で叩き、ついには角を下げて互いに突進する。相手に向けられた角の先端は、(ノロの場合と同じように)相手の角の角枝とぶつかり、突き刺そうとしても、肢、胴、頸の力で相手を後退させようと押し合いとなる。闘っている一方が弱るまで闘いが続く。負けた方はときを見計らって相手から離れようとし、すばやく向きを変えて逃げる。すばやく向きを変えないと、横腹に角の攻撃を受けるので、負けた方にとっては向きをかえるときが最も危険である。このような攻撃はアカシカを打ち倒すことがあり、そのとき勝った方は角

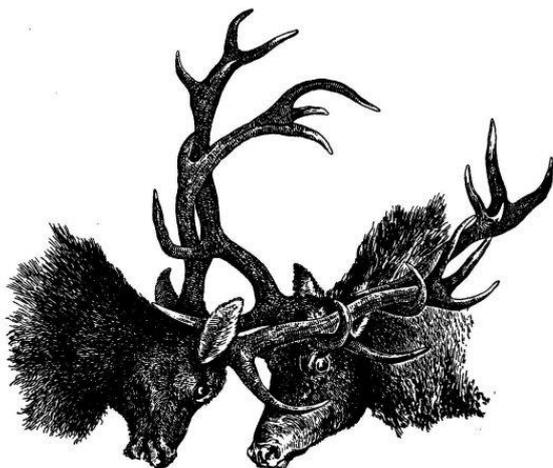


図9. ヨーロッパアカシカの闘う雄.



図10. アカシカの「殺し屋」の角.

で死ぬまで突きまわす。しかし、うまく逃げられれば、勝った方は逃げた方を追わず、自分の雌たちの方へ急ぐ。図9にアカシカの角が相手の角枝とどのようにからまるか、また押すという新しい闘いの方法がどのように生じたかを示している。いわゆる眉枝と氷枝はさらに顔面を護る特別の機能をもっている。アカシカは角先端の角枝で突き刺そうとする。アカシカの中には、ノロのように、繁殖年齢になっても1尖の角をもつ個体がいる(図10)。1尖の角をもつアカシカはやはり「殺し屋」と呼ばれる。雌獲得のための闘いでアカシカが死亡するという報告はそれほど多くない。闘いで角がかっちりとかからまって離れられずに飢えで死亡したアカシカが見つかったことがしばしば報告されている。

Resfeld(1936)は、向きを変えて逃げたアカシカが灌木につき当たる例について書いている。闘いを中止すると、勝った方が相手の横腹を攻撃して殺すことがある。Rukhlyaev(1936)は、クリミヤ自然保護区で死んで見つかったアカシカを解剖して、肋骨の骨折が直った跡を見つけた。彼はこの骨折を雌獲得のための闘いで受けた攻撃によるものであるとしている。しかし、一般的に言えば、アカシカでは一方の雄がもう一方の雄を殺す例は多くない。闘いでアカシカが互いに受ける傷は頸や肩のかすり傷や内出血にとどまり、このような傷は繁殖期に殺された雄に見られる。多分、これらのこと関係があるのは、繁殖期にアカシカの頸の皮膚が厚くなることで、これは角の先端で突かれるのを防ぐ適応と解釈できる。

ヨーロッパの猟師も、シベリアの猟師も、ヨーロッパアカシカまたはマラルは他の雄のうなり声に耳をかたむけるが、弱い雄または若い雄は壮齢で「低音」でうなる雄には近寄らないと言っている。数年間ある森林区を占めていたのは、相手を全て打ち負かした8本の角枝をもつ強大な雄であったと、Resfeldが述べている。その雄が射殺されると、すぐにその場所を14本の角枝をもつアカシカが占めた。このように、いつでも角枝の数、したがって角の大きさが決定的な要因となるとは限らない。哺乳類の体の大きさ、力、体重は大きな意義をもっている。多分、アカシカはの角先端の角枝で相手を突き刺そうとするため、攻撃のとき頭を低く下げる。闘っている個体の角がからまると、頭の状態はノロについて述べたように変化する。

ヨーロッパアカシカ(*Cervus elaphus elaphus*)とマラル(*Cervus elaphus sibiricus*)とでは先端の角枝の付き方が違い、ヨーロッパアカシカには角冠、または先端が3本に分かれてた杯状枝があるが、マラルにはこれらがない。そのため個体群の隔離が適応的な性質をもつような角枝のわずかの位置の変化をもたらしたと考えられる。ヒマラヤアカシカ(*Cervus elaphus affinus*)、イジュブル(*Cervus elaphus xanthopygus*)、ハングル(*Cervus elaphus*

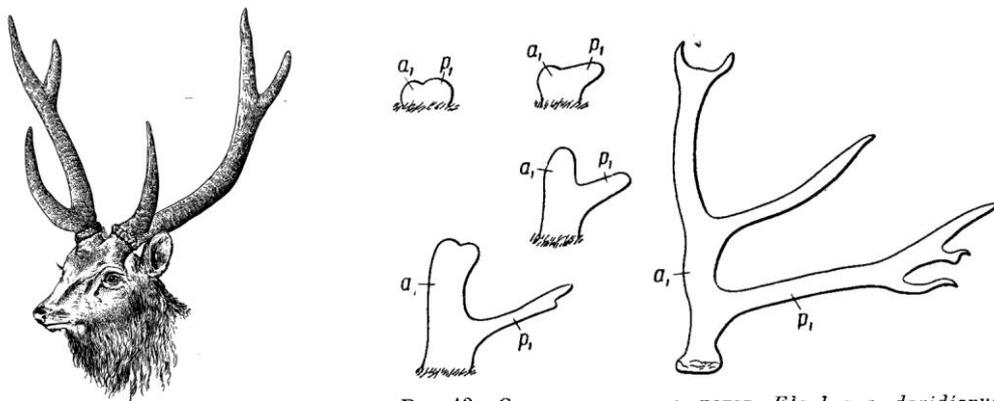


図11. サンバー(*Cervus (Rusa) hypelaphus*)の頭部。 図12. シフゾウの角の発育段階(Pocockによる)。

cashmirianus) といったアカシカの亜種や他種の角では角枝の位置が似ており、多分相同的である。同じことが、角枝が少ないという点で異なっているニホンジカ (*Cervus nippon*) の角についても言える。ルサジカ亜属 (*Rusa*) は、ニホンジカ以上にアカシカとは非常に異なっている。ルサジカ亜属では、眉枝の付き方がより鋭角で、角先端の角枝の相対的な長さが異なっている。多分上述の相違は、闘いの方が異なっていることに対応しているが、そのことについて角の形の研究だけに基づいて判断するのは困難である。アクシスジカ亜属 (*Axis*) では角枝 a_2 が、ルサジカ亜属では角枝 p_2 がよく発達していることは、攻撃の方法が異なっていること示している。またルサジカ亜属の角が非常に長く発達しているが、角枝の数が少ないことにも注目すべきである(図11, 12)。ルサジカ亜属の眉枝が出ている角度は、アカシカやその近縁種の眉枝が出ている角度より小さい。明らかに、眉枝は顔面を攻撃から護るというよりは、例えばワピチ (*Cervus elaphus canadensis*) に見られるように、攻撃のための角枝の一つである。このように、眉枝は攻撃用の角枝という当初の意義を残しているが、ヨーロッパアカシカで第一枝の機能が変化したのに、ノロより角幹の下の部分からでている。

シフゾウ (*Elaphurus davidianus*) の角は非常に変わっている(図12)。「ダビデ神父」のシカまたは「ミル」と言われるこのシカは、かなり強大な角をもつ大きな動物で、角の相同をその発育の発生学的過程に基づいてPocockだけが明らかにした。この属では角が横木状に形成され、角枝 p_1 は枝分かれしてないが、眉枝 a_1 は枝分かれしている。角は額面の後を向き、(後部の)角枝 p_1 の意義はあまり重要ではない。このことは、頭を低く下げ、角の広がりがある程度大きくないため横からの攻撃がなく、また不必要であるような特別な闘いの方法を生む。相手の角は角枝 a_1 でからまる。このような角は、2尖の角だけから形成されることができ、このことからシフゾウ属とシカ属が分化した時期を形態によって決められる。ターミン (*Cervus (Rusa) eldi*)、バラシंगा (*Cervus (Rusa) duvauceli*)、ジョンブルグジカ (*Cervus (Rusa) schomburgki*) の角は独特で、非常に異なっている。これらの相違は種間に見られると同時に、亜科の他の種での属間の相違より大きい。

ターミンの角(図13右)は非常に変わっており、この属の他の2種と比べてより原始的である。2本の角は基部で近づいている。角幹基部は額の上にはほぼ垂直に立っている。 p_1 から形成される角幹と眉枝 a_1 は角幹基部から直角に出ている。角幹と眉枝の線はなめらかに曲がり、角には他種には普通にある凹凸がない。眉枝 a_1 には小さな付加的な上を向いた角枝がついていことがある。また横木状の角の後部にも a_2 と p_2 の小さな角枝が形成される。角は横に

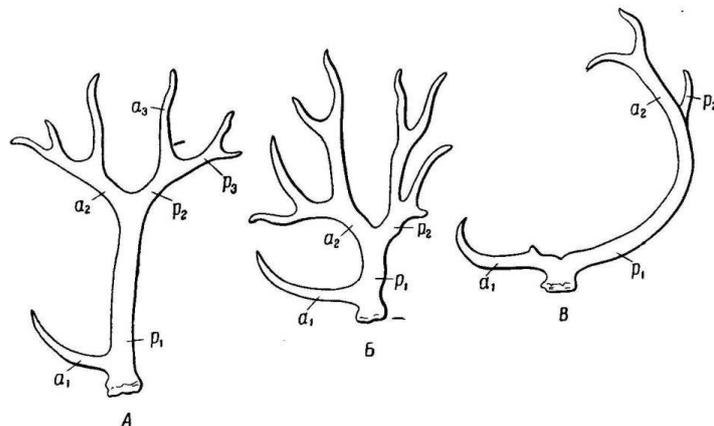


図13. ルサジカ亜属の角の枝分かれ図(Pocockによる). 左=バラシंगा, 中=ジョンブルグジカ, 右=ターミン.

非常に広がっている。眉枝 a_1 は先端近くでかなり上を向いている。おそらく、これはアカシカのように攻撃から顔面を護ることはないであろう。このシカの体や力が大きいことを考慮すると、この角は肉食動物に対する武器と考えられる。それと同時に、角が横に広がっているため、相手の横木状の角を上から叩くという闘い方法があることや、その場合に眉枝は肉食動物を攻撃する戦闘用の角枝であることを書き加えたい(同種の他の雄との闘いでは、多分角幹の尖った先端と眉枝も働く)。

多分、攻撃は角幹全体と眉枝によって受けとめられる。若いターミンの角はその祖先の角の構造を反復し、同属の他の2種にとっては原型となる。角の形から判断すると、この種の雌獲得のための闘いはあまりよく発達していないであろう。

ジョンブルグジカ(図13中)は、左右相称に分かれた複雑な角をもっている。この種の角枝 p_1 は a_2 と p_2 に分かれ、そのそれぞれがときには三度分かれる。このことでまったく独特の形の角となり、多分特殊な攻撃の方法が予想される。上述のような相手の押しは、アカシカの闘いでも述べたが、頭や頸がまったく異なった状態になるときに生ずる。このシカには、アカシカやアクシスジカのような角幹に長い角枝がない。バラシंगाの角(図13左)の進化は違った進み方をした。この種の角は、ジョンブルグジカの角よりターミンの角の形により近い。Pocockの記述では、角幹は角の主軸のようになっており、長い p_1 とこれが又状に分かれてできた a_2 と p_2 の角枝から成っている。そのため、分かれた p_2 と a_2 は角枝のように見える。角幹 p_1 と眉枝 a_1 の曲がった線は、ある程度ターミンの角のなめらかな曲線と似ている。しかし、バラシंगाでは、角枝の数が非常に多くなった。角枝の全般の位置によると、角は a_2 も分かれて角の特別の主軸となり、弓形に曲がっているため角枝が上と前に向いているオジロジカ型の角(図18左上, 右上)に似ている。この構造は、バラシंगाとオジロジカとで無関係に形成された。このように、いろいろの属のシカ類で、同時に攻撃の武器であり、防御の武器となる似た模擬戦用の武器ができた。

私はこの章をノロとアカシカの検討から始めたが、それはこれらのシカの生態がよく研究されており、これらの闘いの方法や模擬戦用の角の働きが明らかだからである。シカ亜科に最も近いグループのキョン亜科では角の進化は初めからまったく異なった方向に進み、それに応じて攻撃の方法も異なっていた。キョン亜科には、マエガミジカ属(*Elaphodus*) (図4)と多くの種を含むキョン属(*Muntiacus*) (図14)の現存の2属がいる。これらは、南アジアとマラヤ群島に広く分布している。キョン亜科の特徴は、口を閉じたとき上唇から出ている長い犬歯である。ジャコウジカ(*Moschus moschiferae*)と同じように、キョン亜科はマメジカ



図14. ホエジカの頭部。



図15. チリーゲマルジカの頭部。

科に近い進化の段階から犬歯をもっていた。全ての研究者は、他のシカ類と違って前頭骨の長い突起の上についている角が本来あまり長くないことを指摘している。この突起は前頭骨の上に土手または畝の形で続いている。マエガミジカ属ではこの畝がなく、角は本来まったく小さく、角枝がなく、キョン属と同じように前頭骨の長く伸びた軸についている。

キョン類は高茎草本、灌木、あまり高くない木が生育する起伏のある山麓部に生息している。これらは1頭ずつでいるが、しばしばつがいでいる。文献には、これらが非常に繁茂した藪を通り抜けるなみはずれた能力が強調されている。追いかけるおもな時期は1~2月である。角は、大部分の雄で5月に脱落する。雌の妊娠は6か月間続き、新生子が1年じゅう見られる。多分、交尾期が長く、一部の個体が性周期次第でいろいろの月に子を産んでいる。文献には雌獲得のための闘いについての記述は見られなかった。しかし追いかけるの時期に雄が森の中を走り回り、イネの吠え声に似た鋭い声を出すので、キョン類の追いかけるのはノロの追いかけるに似ているとすべきである。キョン類を捕獲するのは猟犬による。キョン類は犬歯の攻撃で猟犬から身を護り、猟犬に重傷を負わす、このように、おそらく犬歯は肉食動物からの防御の器官として使われる。角はおもに雌獲得のための闘いの器官となる。

キョン類が角をどのように動かすかという推測は、角の構造の研究に基づいてのみ可能である。角のいくつかの特徴は、闘いの方法をはっきり示している。

角が付いている前頭骨の突起は額面にあり、斜め後に向いている。前頭骨の畝または土手があり、これは頭骨と額を強化する明らかな適応である。上述の適応は、角で突かないで、頭や頸の回転によって上から下または横へ打合うときだけ意義がある。打合いは、角が少し後に傾いている家畜ヤギの角の打合いの型と同じはずである。キョン(*Muntiacus reevesi*)、ターピエキョン(*Muntiacus sinensis*)、ホエジカ(*Muntiacus muntiacus*)といった種では角の先端が後方と内側に曲がっており、そのためこれらのシカは一般的な意味での角で刺すこと、または突くことはできない。角の前部の小さな角枝は、相手の角を抑えることはおそらくできないだろう。むしろ角枝は上からの強烈な攻撃を強化する働きをする。このシカは、上からの角の攻撃をはずして、頭部を下げて相手を打つ。頭部がこのような状態では、犬歯を使うことは都合が悪い。犬歯は小型肉食動物からの防御のための重要な武器として残っている。マエガミジカ属の角は非常に小さくて枝分かれせず、前頭骨の長く伸びた突起についており、前頭骨で厚くなったり、畝になっていない。マエガミジカ属はキョン類より原始的な進化の段階の角を維持している。

上述のことに基づくと、これらのグループの角の進化のいくつかの段階を示すことができる。マエガミジカ属の原始的な祖先は、前頭骨の低い突起に小さな角骨(os cornu)をもっていた。眼下腺や他の腺、犬歯があることから判断すると、これらの雌獲得のための闘いはすでに行われていたが、角が次第に犬歯に代わるようになった。性淘汰により角は長くなったが、他のシカ類とは違って、これは前頭骨が長くなったためで、角骨が長くなったためではない。このことから、すでにキョン亜科が分かれた後に角が現れたらしいのに、この亜科が非常に早くに他のシカ類から、少なくとも1尖の角の段階で分かれたとすべきである。角の前部の角枝は、他の亜科のシカ類の発達とは無関係に発達した。したがって、キョン類は1尖の角が不完全にしか発達していないシカ類が非常に古くに放散して生じたものである。全ての研究者の意見によると、アメリカのアメリカジカ亜科(*Neocervinae*)は、まともなグループである。この亜科には、他のシカ類では角の個体発生によって多少復元できるま

たは1尖の角の*Mazama rufa*(図5), 2尖の角のチリーゲマルジカ(*Hippocamelus bisulcus*), 3尖の角の*Hippocamelus besoarticus*(図16), 複雑な角のオジロジカ(*Odocoiles virginianus*) (図17)という化石の状態で見ることができるような角をもった種が残っていた. アメリカジカ亜科の角は, 角の進化の比較的よい解剖学的系列である. 図で明らかのように, チリーゲマルジカ(図15), *Hippocamelus besoarticus*(図16), オジロジカ(図17)の角は, 額の上に急に上方に出ている. これらが突進し角が相手に達するときの攻撃の方法が, ノロの攻撃の方法と少し違うことは, 角の状態から明らかである. オジロジカ属ではアカシカのように眉枝が顔面に平行ではなく, 斜め上と内側に向いている. 又状に分かれ, 後から前に弓形に曲がった角枝が後端で分かれているアカシカのように, 角枝 $p_1, p_2, p_3 \dots$ から成る角の主軸について, 私はヌマジカ属(*Rucervus*) (図13)とオジロジカ属(図18, 左上, 右上)の角を比べてすでに述べた. この両方の場合に, 角枝は角の主軸の後部から出て, それから前に曲がる. これらの枝分かれした角枝はオジロジカの頭頂に垂れ下がり, 闘いするとき相手の同じような枝分かれした角枝とぶつかる. E. T. Setonの記述によると, アメリカジカ類の闘いは非常に執拗で烈しい. これらのシカ類の交尾期の行動は, 少なくともオジロジカ属では, 旧世界のシカ類の行動と違うことはない. これらのシカ類にはっきりと現れた角の模擬戦的な性質は, 他の亜科のシカ類の角と無関係にできあがり, その結果一夫多妻制となった. 現在, トナカイはアメリカジカ亜科のシカに近縁とされている. この小さなグループは, 多くの研究者の意見によると, 毛皮, 蹄, その他多くの特徴の構造が北極の厳しい気候に適応した単一タイプの属である. トナカイは, その一部の亜種で角が多くの洞角類のように両性に発達しているシカの唯一の属であるのに, 性的二型がよく発達している. トナカイは *Rangifer tarandus*の1種で多くの亜種があるとされているが, 森林の亜種グループとツンドラの亜種グループとに分けられ, Jacobi (1931)はこれらのグループの角の大きさの違いが生息環境と関係があるとしている. ツンドラの亜種の大きな角は, 高密度の森林を移動するのを困難にすると思われ, そのためトナカイの森林型では角が小さい.

トナカイの角は, 他のシカ類とは違って滑らかな表面で, 淡灰色または黄色を帯びた色をしている. 角の断面は扁平で, 角の形は鋤状となるはっきりとした傾向がある.

トナカイの角は, 他のシカ類と比べると, 比較的大きい(図18, 右下). その角幹基部は前頭骨にほぼ垂直で, それから角幹は後と横に傾いている. 額のすぐ上から眉枝(a_1)が出ており, その後短い角枝 p_1 からはっきりと枝分かれした角枝 a_2 が出ている. Pocockはこれらのその後の枝分かれには文字の記号を付けていない. 枝分かれしていない角枝 p_1 1本だけが後に



図16. *Hippocamelus besoarticus*の頭部.



図17. オジロジカの頭部

出ている。

このように、トナカイの角の主軸は短い p_1 と長い p_2 、 a_2 の角枝で形成されているが、オジロジカ属では角が長い p_1 と p_2 で形成されている。トナカイの角の後部の角枝 (p_3) は小さく枝分かれしていないが、オジロジカ属のいくつかの種では枝分かれしている。両方の型で眉枝 a_1 の状態は、大きさでも機能でもまったく異なっている。オジロジカ属では眉枝が上と内側に出ているが、トナカイ属では前方に水平に出ており、顔面に平行である。シンリントナカイ (*Rangifer tarandus caribou*, 図18, 左下) の眉枝はとくに大きくなり、角枝の多い鋤状となる。トナカイの角の構造では、次のような特徴が注目に値する。雄が相手を刺すはずの角の先端は短く尖っておらず、皮膚を突き通すことはできない。トナカイの角のこのような特徴は、他のシカ類の先端が尖った角とは明らかに異なっている。

ツンドラトナカイの角の大きな横木状の角枝は、その上部の先端で相手を攻撃したり、攻撃を防いだりできるが、アカシカやルサジカの角のように突き刺すのには役立たない。

トナカイの大きな鋤状の角枝 a_1 、 a_2 は、アカシカの眉枝と氷枝と同じ位置を占めている。これらの角枝は顔面の上に伸びて、攻撃から顔面を護る。多分、とくにシンリントナカイでは、これらが闘いのときに重要な働きをする角枝で、これで上と横からの攻撃を加える。これらの角枝がまったく特殊な形で大きいことから、かなり確実にこのような推測ができる。鋭い角枝があまり発達していないことと角枝が鋤状に広がった部分からわずかししか出ていないことは、トナカイが自分の角で相手を刺せないことを示している。角は刺す武器ではなく、打つ武器として使われる。この闘いの方法はトナカイだけに発達した。トナカイはアメリカジカ亜科から分かれたので、角の進化のどのような段階にあるかという問題が生ずる。オジロジカ属とトナカイ属で、角枝 a_1 、 a_2 、 a_3 、 p_1 、 p_2 、 p_3 の相対的な大きさは、トナカイが多分角が2尖の段階で角枝の少ない型が分かれたが、その後多くの原始的なアメリカジカ類のように南のステップではなく、北の湿原性のツンドラに移動し、そこで北極の諸条件に適応したことを示している。

へラジカの記述に移ろう。へラジカ属 (*Alces*) は、ヨーロッパ、アジア、アメリカの針葉樹林帯全域に分布する1種から成る。化石のへラジカ (*Alces alces*, *Alces latifrons*,

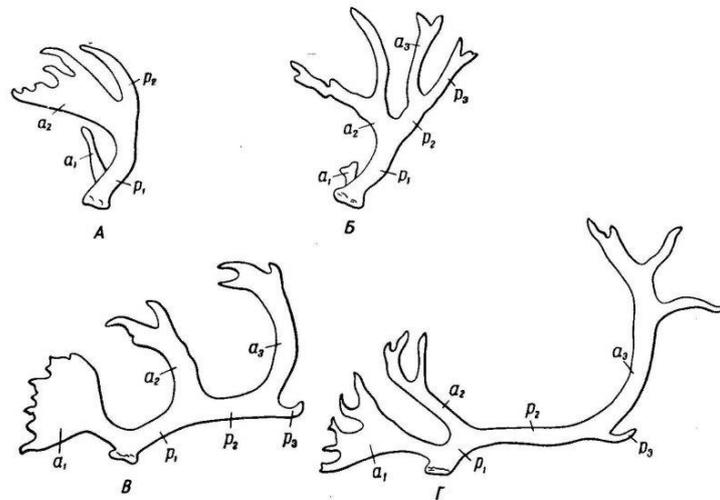


図18. アメリカジカ亜科の角の枝分かれ図(Росрскによる)。左上=オジロジカの角，右上=ミュールジカの角，左下=シンリントナカイの角，右下=ツンドラトナカイの角。

Cervalces scottii)は洪積世だけから知られている。多分このことが、少数の研究者にヘラジカが若い型であると考えさせた。胴と四肢のプロポーシオン、蹄の構造、頭骨の形、若いときに斑点がないこと、さらにキリンの歯に似た歯、全てこれらは深い雪と樹木に覆われた沼沢性の北方針葉樹林の独特の諸条件に相当適応していることを示している。シカ類の系統の中で、ヘラジカは早くに針葉樹林に入り、特殊な生態的地位を占め、そのため存続したことで、他とシカ類とは独立した状況にあり、他のシカ類への移行型が見られない、と私は考える。ヘラジカの角は独特の模擬戦用の武器で、他の全てのシカ類の角と異なっている。ヘラジカのへら状の角とダマシカまたはオオツノジカのへら状の角とが表面上似ているため、研究者たちはこれらの種が近縁であると繰り返し考えたが、これは間違っている。ヘラジカを区別する重要な特徴となっているのは、角幹基部が水平状態にあることで、この特徴は他のシカ類には見られない。そのため、ヘラジカの角は額面と頭頂部の上になぜか高くなるだけである。ヘラジカには大部分のシカ類に特徴的な長い角幹と上部の角枝がない。ヘラジカが攻撃するときには働く角枝は横を向いている(図19)。Pocockは、 a_1p_1 , a_2p_2 , p_3a_3 , p_4a_4 の角枝が又状に分かれていると納得できるように示している。極東のヘラジカは、このような構造を一生維持している。他の型、とくにムース(*Alces alces americanus*, 図19, 右)では、成体になると強大なへら状となる。このような角は、角枝の間が骨質で埋まってできあがる。

ヘラジカが角をどのように使うかを検討してみる。角幹基部が頭骨に水平の状態になっているため、ヘラジカは頭を低く下げるだけで角を相手に向けられるが、この状態では角で突き刺せない。盃状の角は、このように表現できるとすれば、非常に扁平で幅広い。おそらく、*Cervalces scottii*は相手の角をからめ、上から打つことができる。私自身はヘラジカの闘いを観察したことはなく、角で打ち合う音を聞いたただけである。ヘラジカの闘いは繁茂した藪の中で行われるので見るのが非常に難しく、文献でも闘いの記録を見たことがない。しかし、闘っている雄の角の打ち合う音は、追いかける時期にしばしば聞かれる。ある森林官は、若いヘラジカが藪の中でより強い他の雄と闘っているのを見た。そのヘラジカが森林内の草地に現れたので、森林官はそれを射殺した。皮を剥いだとき、ヘラジカの肩に3か所の内出血が見つかったが、これは明らかに相手の角の3本の角枝で突かれた跡である。このことから、ヘラジカは角で相手の角を打とうと突進し、後や横に打ち返そうと頸を横に動かして相手に

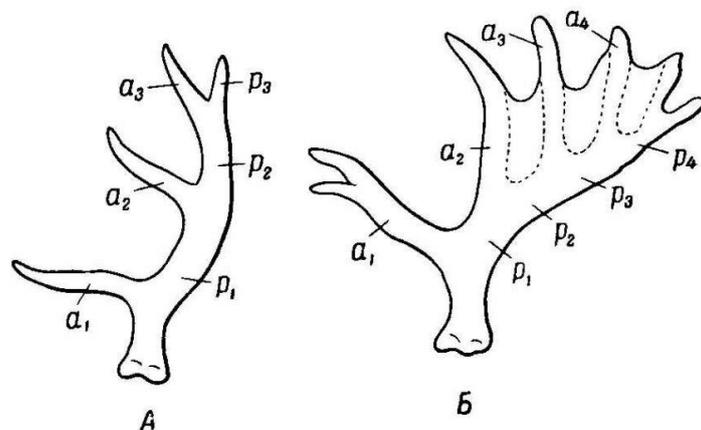


図19. ヘラジカの角の枝分かれ図(Pocockによる). 左=ヘラジカ(*Alces alces alces*), 右=ムース(*Alces alces americanus*)

一撃を加えようとしたにちかいない。Lydekkerは、ある飼育場でヘラジカと同じ区画の中で飼育されているアカシカの雄がヘラジカを攻撃して刺し殺したと述べている。ヘラジカとアカシカの相対的な体の大きさや力を考慮すると、アカシカの勝利は、その角の有効性と致死性が大きいからと言える。へら状の発達によって、ヘラジカの角は攻撃の武器として重くなり、相手の角の攻撃を打ちはずすようになった。このような武器は、角幹基部が水平の状態のときにだけ働いた。

ヘラジカの角の個体発生は、他のシカ類の角の個体発生とは異なっている。角枝 a_1 と p_1 について見ると、角幹基部の状態はヘラジカが2尖の角の段階で他のシカ類から分かれたことを示している。

シカ類の角についての研究結果をまとめてみる。シカ類の生活様式は、3室の胃をもち、中手骨(metacarpalia)が小さくなり始めた小型の原始的な有蹄類であるマメジカ類の生活様式から生じた。この科の系統の一つで、摂食の発達(4室の胃)と結びついた放散が新しい段階への移行と四肢と頭骨(鋤骨の構造)の前進的変化を促進した。マメジカ類ではすでに性的二型が見られた。雌獲得のための闘いによって雄に長い犬歯ができたが、おそらくこれは肉食動物との闘いにも使われた。シカ類のグループでは三つの型にこのような犬歯が残り、他のシカ類では全ての洞角類のように退化した。犬歯の退化は角の形成と発達と関係があった。現在、洞角類とシカ類の角が、両グループの共通の祖先か、またはすでにそれらから分かれた後に現れたかを述べることは難しい。両方の仮定に有利な根拠があるが、シカ類のいくつかの科といくつかの亜科は、角が発達するまでに分かれていた。このように、キョン亜科とアメリカジカ亜科、シカ属、ノロ属、また多分ヘラジカ属では、角は無関係に現れた。Pocockが区分した亜科については、角がこれらの祖先がすでに互いに分かれた後に発達したので、角枝の相同について述べることはできない。角の進化は、雌獲得のための闘いの影響の下にそれぞれの亜科で無関係に進んだ。

闘いの方法は同じではなかった。キョン類では上から角で打つ攻撃が多く、角は早くから模擬戦用の性質をもち、突き刺すには不適當であった。その他の種では刺すための角であったが、相手の角の鋭い先端を止める様々の角枝が発達した。このような角の先端の形成と角枝の数の増加とともに、突き刺すことは押すことに変るので、模擬戦用の武器へと変化した。このような闘いの方法は、シカ亜科、アメリカジカ亜科、ノロ属で無関係に発達した。シカ亜科の闘いの方法は、角が頭骨についている初めからの状態と押すという方法によってアメリカジカ亜科やノロ属に固有の方法とは異なっている。放散は2尖の角の段階で起きた。ターミン(*Cervus eldi*)。ジョンブルグジカ(*Cervus schomburgki*)。シフゾウ(*Elaphurus*)、また多分ニホンジカ(*Cervus nippon*)、ルサジカ属(*Rusa*)は同じ進化の段階で分れた。

アメリカジカ亜科からトナカイが分かれたが、この種では横木状の角で相手の横木状の角を横から打ち、眉枝と氷枝で突くという新しい闘いの方法となった。トナカイの闘いの方法とそれに応じた角の構造が、バラシंगाでも出来上がった。ヘラジカでは早くにまったく特別の闘いの方法と独特の形の角ができた。

シカ類の角の研究により、雄の闘いの方法に少なくとも4種類あり、全て模擬戦用の武器の性質を備えている角の型に4~5種類あることが分かる。少数の例(ノロ、アカシカ)で雌獲得のための闘いが激しくなるほど、また一夫多妻制が進むほど、角がより模擬戦用の性質もつようになることを認めることができる。このように、適合的器官の基本的な性質、すな

わちその構造が、その器官をもつ個体ではなく、同種のお他個体の生活の維持を保障することが明らかになる。この場合、このことは、角が攻撃するだけではなく、相手の攻撃を防ぐ武器になることで達成される。選択する、また選択される要因が等しいとき(同一の種の雄2頭)、淘汰は武器の有効性を小さくする。漸新世のマメジカ科から始まり絶えず働いている雌獲得のための闘いという種内関係は、模擬戦用の武器の形成を促し、有蹄類のいろいろの系統で無関係な進化が同じ結果になったという事実を明らかにする。角の進化は、種の一体性が維持されるときだけ同じ方向に進む。種が一般的な生存のための闘いと淘汰によって変化して新種となる分岐的進化で、角の形はそれまでの方向では発達できなくなる(アクシスジカ属、シカ属)。マエガミジカ属の角の例は闘いの方法と角の形の変化が2尖の角の段階で可能であったことを示している。角の形が特殊化するほど、その進化の方向は変化しにくくなる。

角の進化を古生物学の資料と比べることで、いろいろの亜科に属する種の中の角枝の相同化は、角枝が相同的に形成されたので、Pocockが述べたように無法則なものであることが分かる。

第4章 洞角類の角

洞角類は大きなグループで14亜科を有し、種内関係の問題を研究するには非常に興味深いだが、外国産の種の生態はほとんど分かっていない。そのため、雌獲得のための闘いにおける雄の武器としての角の形の系統分類学的研究ができず、少数の例に制限されざるをえない。

最も下等なレイヨウ類であるダイカー亜科(Cephalophinae)は、体の大きさと形、眼下腺と角の形といった特徴では、一面では原始的なシカ類(キョン亜科)に、もう一面ではマメジカ科に近い。レイヨウ類の3グループ全体に共通なのは、繁茂した灌木林に生息することである。このような所はこれらが好む生息場所である。私は、角のない化石シカ類に関する資料だけでは、下等なシカ類とレイヨウ類が前頭骨の突起に角骨(os cornu)をつけている共通の祖先に由来すると推測できないことをすでに上に述べた。レイヨウ類では、その後の進化がシカ類とは異なった方向進んだ。角骨は前頭骨の株状になった部分についており、角鞘を生ずる。実際、マエガミジカ属(図4)の角はこの型に非常に近いが、角鞘がない点で異なる。

角鞘で覆われた角は枝分かれできず、模擬戦用の武器は攻撃の方法と密接に関連して別の形となった。コビトレイヨウ類の1種ヨツヅノレイヨウ(*Antelope quadricornis tetracuerus*, 四つの角をもつレイヨウ)には2対の角があるが、その他のコビトレイヨウ類には1対の角がある。角は普通短く真っ直ぐで、しばしば少し後を向いており、当歳のヤギの角に似ている。他種の角は頭上に急に立っているため、額が垂直状態になるまで頭を下げると、角が相手に向く。額面におけるディクディク(*Modoqua*) (図20)の角状態はマエガミジカと同じで、このことから角は模擬戦用の武器と考えられる。ディクディクでは、相手の額と頭頂を額と角で上から下へ打つ方法が考えられるが、

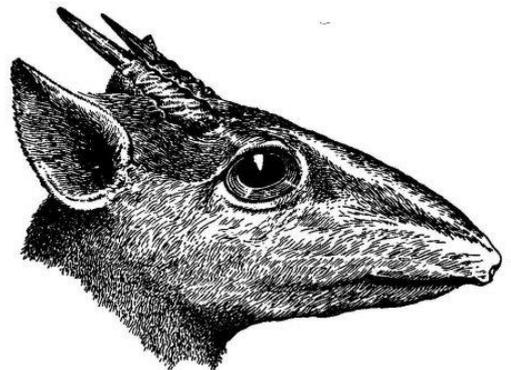


図20. ディクディクの頭部。

また角の先端で下から上への肉食動物にとっても厳しい攻撃も可能である。角を動かす力は、その個体の大きさと力に相当依存している。ウサギくらいの大きさの小型レイヨウ類が肉食動物に致命的な攻撃を加えることはほとんどできない。そのため、私は、ダイカー亜科の原始的な角はマザマ属の角のように、むしろ雌獲得のための闘いにおける武器と考えたい。

異なった働きをするのが、大型レイヨウ類のオリックス属(*Oryx*)の角である。形の点では、これらはダイカー亜科の非常に長い角と同じである(図21)。角は真っ直ぐで円形で、先端で鋭く、長さ1 m以上になり、額面についている。アラビアオリックス(*Oryx leucoryx*, 図22)だけで角はやや後に曲がっている。一見してオリックス属の角は危険な武器であるが、角が額面にどのように付いているかを検討し、闘いの方針について解決困難な問題が起こるような角の長さを考慮する必要がある。雌獲得のための闘いで相対する2頭とも膝まずき頭を下げるため、額は地表にぴったりと着き、角は水平となり、このとき角の状態は互いに前を向き、両方の雄は相手を鋭い先端で刺そうとするという記録が文献に見られる。このような闘いの方が自然で用いられるとは考えられない。アラビアオリックスが肉食動物との闘いに角を使うことは確実である。Brehmには、猟師がゲムズボック(*Oryx gazelle*)の角で突き刺されたヒョウの死体とこのときに死亡したゲムズボックを見つけたという記述がある。肉食動物は跳びかかって獲物を襲うが、このときゲムズボックは他の雄を攻撃するときのように頭を低く下げないと考えられる。ゲムズボックの雌の角が雄より10~15cm長いことは興味深く、このようなことはおそらく洞角類ではあまり見られない。普通雌の角は雄ほど発達していないが、このことは子の保護の必要性と関係がある。種にとって、このことは母親が死亡した場合でも有利なのであろう。ゲムズボックの角は、角で敵を持ち上げるほど長い、これは雌ができて雄にはできないことである。攻撃で雄は互いに突き刺すことはなく、角で平打ちし、角を剣のように使うことが推測できる。このような攻撃では、角が長く重いことは有利で、勝利できる。このような推測はアラビアオリックスの角の形によっても、長く真っ直ぐで、わずかに螺旋状に曲がっている角をもつブラックバック(*Antilope cervicapra*, 図23)の角の形によっても確かめられる。角にある環状の螺旋は攻撃の威力を増す。

ガゼル類(*Gazella*)の角は非常に短く、大きく曲がっている。ガゼル類は半砂漠地帯やステップ状の生息場所に生息する群れをつくる動物である。雌獲得のための闘いは行われるが、ガゼル類は逃げることで肉食動物から逃れる。角は横の波状突起で覆われ、眼のすぐ上に付いていて、急に上に向いており、それから後に曲がるが、先端は上を向いている。ガゼル類

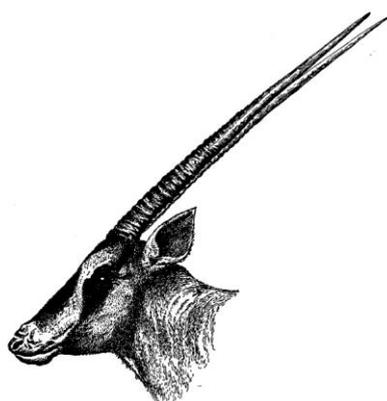


図21. ゲムズボックの頭部。



図22. アラビアオリックスの頭部。

の若い個体では、短い角が前に曲がっている。成体の雄の角は雌より太く長い。角基部の勾配は、ガゼル類の闘いの方法が家畜ヤギの闘いの方法、すなわち角基部で相手の額と角を上から下へ激しく叩くのに近いと思わせるほどである。もしダイカー亜科やオリックス属で角が雄同士の闘いだけでなく、肉食動物から身を護るのに適応しているとすると、ガゼル類では角の機能はもっぱら雌獲得のための闘いに限られ、角はほとんど模擬戦用の武器の性質をもつことになる。

ディバタク属(*Ammodorcas*)のレイヨウ(図24)の角は、非常に独特である。これらの角はガゼル類の角よりやや小さい。角の基部には前面から横の波状突起がついており、先端は後ではなく前にかなり急に曲がっているため、角は顔面にかぶさっている。ディバタク(*Ammodorcas clarkei*)は外見が少しキリンに似ている。この種は細長い頸と長い肢をもっている。これらはミモザの葉を食べており、よく樹幹に前肢をかけて地上からかなり高くまで葉をとることができる。角が前に出ているため、肉食動物との闘いでは多分武器になる。しかし、レイヨウの体が小さいこと、体つきがしなやかこと、また頸が細いことを考慮すると、この種が多少とも大型の肉食動物の攻撃を角で撃退することは難しい。これらの角もやはり模擬戦用の武器であることは明らかである。

模擬戦用の角は、体重のある大きなレイヨウ類であるハーテビースト(Bubalinae)にも特徴的である。角の基部は互いに接近しており、上を向いていて少し後に傾いており、それから角は前に突き出た急な弓形を描き、その後先端は水平に後を向いている。このような角で突き刺すことはまったく不可能である。角の攻撃を加える部分は、おそらく前に突き出た中央部である。スイギュウ類のいくつかの種では、角が横に広がっている。角の模擬戦用の性質は疑う余地はないが、闘いの方法は交尾期に雄の闘いの直接観察によってだけ正確にわかるであろう。このような形の角は、その種の体が大きくなることと関連して形成され、攻撃力が大きくなることに対応していると、私は考える。

ヤギ亜科とヒツジ亜科のよく知られている種では強大な角が見られ、ときには真っ直ぐかまたはマーコール(*Capra falconeri*)のように螺旋状に巻いていて、しばしば前部にはっきりした突出部またはこぶ状のものがついている。アルプスアイベックス(*Capra ibex*, 図25)、シベリアアイベックス(*Capra sibirica*)などの種はこのような角をもっている。雄は角を雄同士の闘いだけに使う。しばしば角の基部で相手の角や頭を上から下に、また前に打つ攻撃をする。闘いするとき雄やよく後肢で立ち上がり、頸の動きによる攻撃を上体の重さで強化する。家畜ヤギの観察でよく知られているこのような攻撃の方法によって、弱い方が闘いに負



図23. ブラックバックの頭部。



図24. ディバタクの頭部。

けて雌の群れから追い出されるが、殺されることはない。

野生と家畜のヒツジ類で、闘いの方法はまったく異なっている。アジアムフロン(*Ovis orientalis*)では一夫多妻制がはっきりと見られる。交尾期以外に雄は雌や若い個体とは離れている。雄は雌より遅れて繁殖年齢に達する。交尾期に雄は雌の群れと一緒にになり、他の雄たちから雌を熱心に守る。闘いの武器となるのは角であるが、これはアジアムフロンの成体の雄では大きくなっている。角は整った弓形で後に曲がっており、角の先端が前を、ときには上を向くほど十分な円形を描いている。コペト・ダグのアジアムフロン(*Ovis orientalis cycloceros*, 図26)では角の先端が角の円形の範囲を出ることはなく、その先端を攻撃に使うことはまったくできない。雄は互いに向かい合い、興奮し、それから跳び上がって前にとびかかり、額と角の基部でぶつかる。この攻撃の力は非常に強いが、闘いは一度の攻撃では終わらず、数回ぶつかり合った後に勝った方がしぶとい相手を追い払う。アジアムフロンの角の動きについていろいろの推測が述べられた。角が、体重約150kgの個体で30kgに達するほど非常に大きく重いことが疑問を生んだ。このような角は高い岩から跳び下りるときに重要な意義をもち、頭の傾きを変えることで重心を変え、跳ぶ方向を変えることができると考えられた。このヒツジは跳ぶとき、角から落ち、角の弾力性が衝撃をやわれげると言われた。

このような説明は批判に耐えられるものではないであろう。アジアムフロンは中央アジアの傾斜の緩い渓谷や暖傾斜の高地に生息し、岩場でこれらを追い払えるのは人間だけである。ヤギ類にとって岩から正確に跳び降りることは、ヒツジ以上に重要である。しかし、雄と同じ場所、すなわち同じ生態的条件にいる雌の角が雄の角に比べて非常に小さいことは、主要な反論となる。雄に見られるような形の角が一般的に生存のための闘いで有効なら、角は両性に同じように発達したであろう。そのため、雄の角の構造は、雌獲得のための闘いとだけ関連づけることができる。角の役割について、次のような新しい解釈が考えられる。ヒツジ類の大型種の体重が160~170kgあれば、走ってきて額で攻撃すると、攻撃にはその個体の全体重がかかるので、背柱、とくに頸に加わる力は非常に大きくなるはずである。ヒツジ類の上体からなる運動系の前部に体重の15~20%が移ることは、角で重くなった頭部の慣性力はもちろん加わる力をやわらげるので有利である。このように、大きくなった角の重さは闘いでは有利で、しかも角が円形に巻いていることにより空間も節約できる。さらにもう一つの考えを追加しよう。ヒツジ類とヤギ類のように近縁の属の2種の間には、現在の動物相の中に移行型が見られるが、雌獲得のための闘いの異なる方法が生まれたことを述べておく必要がある。より平坦で広々とした場所に生息するヒツジ類は、走ってきて頭で攻撃を加えるが、このときの個体の全体重が加わる。おもに岩場に生息している山地のヤギ類は後肢で立ち



図25. アルプスアイベックスの頭部。

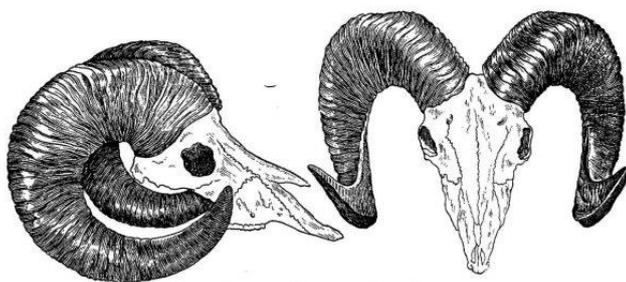


図26. アジアムフロンの頭骨。

上がり、角の基部で上から下に攻撃を加える。この方法は広い場所を必要とせず、岩場では好都合である。

模擬戦用の武器として非常に興味深い例は、カモシカ類である。シャモア亜科(Rupicaprinae)には種が少ない。シャモア(*Rupicapra rupicapra*, 図27)はアルプス山脈やコーカサスに生息し、高山草原に群れで生活しているが、森林帯にも降りてくる。夏に雄は雌と離れており、追いかける時期だけ雌や若い個体と一緒にいる。この時期に雄は非常に興奮し、雌の50頭にも達する群れを注意深く見張る。雄は、群れに近づこうとする他の雄を猛烈に攻撃する。そのため雄同士の闘いが非常に頻繁に起こり、激しいものである。これらの雄は互いに角で打ち合う。追いかける時期には、雄の角の基部の特別な腺から、遠くから人間でも分かるほどの強い臭いが出る。シャモアは、頭頂に垂直につき、先端で後に折れ曲がった先端の尖った小さな角をもっている。この角では突き刺すことができない。この角ははっきりと模擬戦用の武器となっている。残念ながら、他のカモシカ類、例えばゴールル(*Neomorhaedus goral*, 図28)やヒマラヤ産の数種の繁殖生態は不明である。これらはしばしばほぼ確実に雄が雌や当歳または前年の子と一緒に2〜3頭ずつの小さな群れで見られるだけである。この事実は、一夫多妻制があまり発達しておらず、雌獲得のための闘いも比較的わずかしか発達していないことをはっきりと示している。これらの種の繁殖生態には、ノロまたはヘラジカとアカシカとの間に見られるような相違があると考えられる。生態のこのような相違に対応して、角の構造も違っている。ゴールルの角は短くほぼ真っ直ぐで、鋭い先端をしており、むしろ形は模擬戦用の武器ではなく、種間の闘いの武器となっている。このことは、闘いの強さと種内の闘いで武器の危険性と逆の依存関係のよい例である。

ウシ亜科(Bovinae)のうち、ウシ属(*Bos*)とスイギュウ属(*Bubalus*)には上述の種の角とは異なる独特の型の角が見られる。おそらく武器としての類似した型が収斂的にできたと思われるジャコウジカ(*Ovibos moschatus*, 図29)とオジロヌー(*Cannochaetes gnu*, 図30)の角についても検討してみる。角の形が異なっているのに対応して、これらの種の攻撃の方法も異なっている。ここに挙げた種は全て大きな体と強い力をもっている。その多くは、肉食動物との闘いで角を使う。角はしばしば短く、またはいずれにしてもそれほど長くなく、複雑な形をしている。普通角は横方向に出ており、それから前と上に曲がっている。他の種では、角は両方とも横方向に出て、それから下に曲がり再び上に向く。これらの角は、長さや太さ、ときには形にも変異があるが、家畜ウシが原牛(*Bos primigenius*)から受け継いできた共通の形を繰り返す。角の鋭い先端は額のはるか前の頭上に出ている。このような形は、角の動かし方とも対応している。頭を低く下げて脅しの姿勢をとり、角を前に出し、それから角を

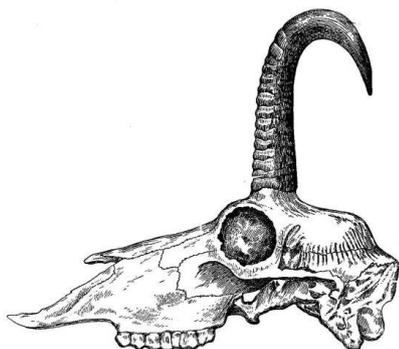


図27. シャモアの頭骨。



図28. ゴールルの頭部。

前と上に向けて攻撃する。そのため「角で突き上げる」ことになる。したがって、攻撃の方法はヤギ類で見られたのとは反対である。ウシ亜科では複雑でまったく新しい形の角でも、短くて真っ直ぐな角をもつ原始的なレイヨウ類に見られる攻撃の型が残っている。この角はまず第一に肉食動物との闘いに適応している。横に出て上に向いている大きな角は、古いバイソンである *Bison priscus longicornis* (図31) に特徴的である。これと同時代の種はドウケツライオンであったが、現在ウシやジャコウウシが、円陣をつくってその中に子を入れ、角を敵に向けてオオカミから護るように、*Bison priscus* がドウケツライオンから身を護ったことが推測できる。

Gromov (1935) は、古生物学の資料に基づいて、角の長いバイソンがヨーロッパバイソン (*Bison bonasus*) に変化することを明らかにし、これらでは体と角が小さくなり、性的二型が著しくなったことを確証している。現在のヨーロッパバイソンに特徴的なのは小さな上に曲がった角で、これは額面より前には出ていない。このことは生態学的観点から非常に簡単に説明できる。氷河時代の到来から大型草食動物の個体数が減少し、そのためそれらを捕食していた大型肉食動物も絶滅した。大型肉食動物による抑制がなくなると、性淘汰が優勢になるので、角の形の淘汰の方向が変わった。雄は他の雄と出会うと、角だけではなく額でも打ち合う。雄は額で角を打ってそれを折ることができ、またしばしば多くの老齢のヨーロッパバイソンやアメリカバイソンでは角の先端が折れて裂け目が入っているのが実際によく見られる。そのため、現存のヨーロッパバイソンのように、額の線から出ないほど短い角ができたのは有益であった。角で相手の角の基部を打つために、バイソンの額にはクッションとなるような密生した毛や一般に雄に見られる厚い額骨といった特徴が備わった。有角家畜の起源についての複雑な問題には触れないでおくが、それらの多くでははっきりした性的二型が認められる。普通雌の角の先端は、前に出ている。多くの品種の雌では、角は横を向き、非常に短く、形は真っ直ぐな円錐形に近くなる。

このような角の構造でも、ヨーロッパバイソン、アメリカバイソン、家畜ウシが肉食動物に対して無防備になることはない。雄の頭による横面からの攻撃は強力で、クマにさえも重傷を負わすことができる。アメリカバイソンの雌を襲うハイイログマの Seton の記述を思い起せば十分である。雌に続いていた雄はクマにとびかかり、角でクマを2回も持ち上げ、内臓を引き出し、背柱を折ってしまった。それとともに、バイソン同士や短角のウシとの闘いでも、普通相手を激しく追い払うだけで終わる。Seton の記述によると、バイソンと短角のウシとの闘いは約6時間続いた。両者とも非常に疲労困憊していたが、おもに額でぶつかり

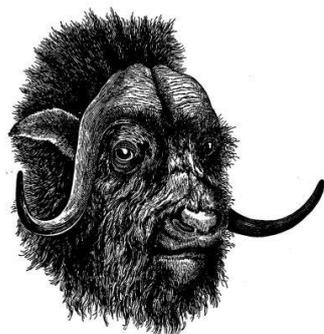


図29. ジャコウウシの頭部.



図30. オジロヌーの頭部.

合い、模擬戦用の武器で闘ったので、互いにとくに傷を負うことはなかった。

アスカニヤ・ノヴァで、牧童のいない間に自動車運転手がヨーロッパバイソンとアメリカバイソンを放牧場に放したことがある。群れには混乱が起きた。これらは猛り狂い、1頭の雌が角で横腹を突かれた。角は皮膚を突き刺しはしなかったが、攻撃によって腹膜炎を起こすほどひどい内出血をした(M. M. Zablotskiiによる報告)。アメリカの保護区の一つで、バイソンの群れに若い雄がいた。この雄は十分に強くなっており、群れの老齢のリーダーを攻撃し打ち負かした。老齢雄は逃げようとしたが、囲いの壁にぶつかってしまった。このとき若い方は相手の横腹を攻撃して倒し、走ってきて二度目の攻撃を加え、殺した。ベロヴェジュスクの森で、この森がポーランド領であった時期に同じようなことがあった。若い種牛がスウェーデンから輸入された。このウシは数頭の雌とバイソンのいる囲いに入れられ、一方老齢の雄「ボルス」が、数頭の雌から分けられ、囲いから森に出された。「ボルス」は怒り、放牧場の頑丈な柵を何回か失敗した後に壊し、新来者を攻撃した。闘っている個体を分けようとしたが、激しい闘いの後、「ボルス」は相手を殺した。

ここで述べたことは、雄同士の闘いは非常に激しいかもしれないが、武器が模擬戦用であるために、自然条件では囲いにおしこめられたときの闘いのように悲惨な結末になることはまれであることを示している。Setonも書いているように、バイソンは子をオオカミから護ることができる。どのような場合でも、ウシ属やバイソン属では模擬戦用の武器が肉食動物との闘いに役立っている。スイギュウ類では著しい特殊化が見られる。額で相手を攻撃できるが、角の先端で打ち合うことはできないということを確認するには、スイギュウ(*Bubalus bubalus*, 図32)の額面や角についているひどい傷を見れば十分である。角は後に大きく曲がり、額面に幅広い弓型を描いている。角はまったく模擬戦用で、独特の形をしている。

これと異なった性質をもつのは、アフリカスイギュウ(*Synceros caffer*, 図33)の角である。この種では、まったく独特の分化をした角の形が発達した。角の基部が近づいて非常に肥厚し、額と頭頂部に角質の覆いがある。角幹は横を向き、比較的細い。角は下にさがり、それから鋭い鉤形で上に曲がっている。アフリカスイギュウはハンターに襲いかかるほどの大胆さと狂暴性のため、アフリカの動物の中でも最も危険な哺乳類の一つと考えられている。大型肉食動物は、スイギュウを襲おうとはしない。スイギュウはの家族でいる。雌獲得のための闘いは、文献にはなにも触れられていないが、多分行われるだろう。

上述のような角の形態により、雄は角質の覆いのある額での打ち合う攻撃ができ、角の細く鋭い部分で肉食動物を激しく攻撃し、殺すこともできる。このような形の角は、ジャコウ



図31. *Bison riscus longicornis*の頭骨。



図32. スイギュウの頭部。

ウシ(*Ovibos moschatus*, 図29)でも見られる。グリーンランドでは、ジャコウウシの群れがバイソンの戦術に似たオオカミから身を護る戦術をつくりあげた。成体はしっかりした環で子を囲み、角の鋭い先端を前に出して、攻撃してくる肉食動物に致命的な傷を負わせることもできる。同種の雄との闘いでも、額で打ち合うが、角の鋭い先端が額面のずっと後に傾いていて、ぶつかった相手を傷つけることはない。

角の似た形はヌー(*Cannochaetes gnu*, 図30)にも見られる。Pocockの研究により、角の個体発育の歴史が知られている。若い雄では、角が真っ直ぐで上と前に向き、生長するにしたがって角の形が変化し、ジャコウウシやアフリカスイギュウの角の形に似てくる。角の形のこの変化は、多分種の進化を繰り返す、同時に中型肉食動物との闘いによって規制される性淘汰によるとするべきである。

結論

種の一体性と統合性の概念は、われわれを適合の概念の形成に導いた。私は、種内関係の影響の下に発展し、個体だけではなく、統一的な種の他の個体にも有益である適応を適合と称した。この論文で、私は種内関係の一つ、すなわち生存のための闘いにおける一般的な死亡に雄の死亡をさらにつけ加える雌獲得のための闘いについて検討した。この場合、雌獲得のための闘いの武器である角は、適合的適応で、角の進化により死亡率は低くなる。相手の抵抗に打ち勝ち、相手を追い払うことができても、相手を殺すことはできない「模擬戦用」の武器ができあがる。このような結果は、性淘汰によって達成される。

シカ類では模擬戦の性質は角の枝分れによって達成され、洞角類では闘いの方法の変化と角による突きが相手の生命に危険ではなくなるような角の形になることによって達成される。闘いの方法については直接観察で、それができない場合には角の形に基づいて判断した。短く鋭い幹という角の原始的な形は、下等なレイヨウ類(ダイカー亜科)や下等なシカ類(マザマ)で共通である。

現在、これらの角が雌獲得のための闘いの器官なのか、または肉食動物との闘いに役立つものかをはっきりさせることは困難である。角の形は後者の推測を有力にしているが、この推測に対しては、雌獲得のための雄の闘いが反芻類のマメジカ型の祖先にも固有のものであったことをものがたっている。同時に原始的な反芻類の力と体の大きさは、肉食動物や同種の他の雄に角で生命を脅かすような攻撃を加えるにはおそらく十分ではなかった。このようなことは、力が強く体が大きくなることで可能となった。体が大きくなるとともに、鋭く短い角はより危険な武器となったが、模擬戦用の武器に変わり始めた。このような進化により、攻撃の方法が変化し、繁殖生態が変化した。

私なりの整理した資料に基づいて、今のところ、雄同士の闘いの型または方法を8種類、シカ類で4種類、洞角類で4種類に分けることができる。

シカ類

- 1) 角で相手の角と頭を上から下に打つ攻撃、

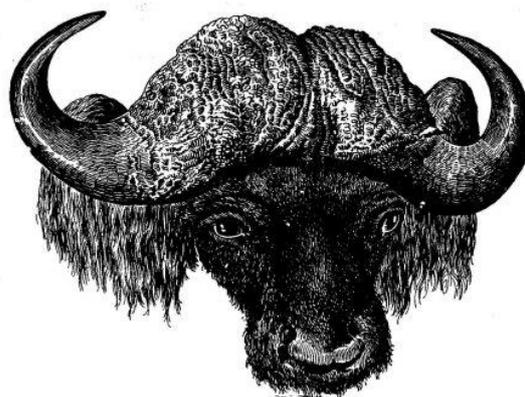


図33. アフリカスイギュウの頭部

角の先端は後に曲がり、突き刺すことはできない。

2) 相対する個体は互いに角によって相手を突き刺そうとし、相手の角枝にぶつかる。これは、胴と肢の全力をかけた押し合いに変わる。それぞれの種で、角枝の向きや数によって角のからみ合い方や押し合いは一様ではない。角枝は鋭い。

3) 押し合いは、眉枝と角の横木状の軸で横から打つため複雑になる。角枝は尖っていない。

4) 角で突こうとしてへら状の角を打ち、それから相手の肩や横腹に横から打撃を加える。

洞角類

5) 角で角や頭を打つ攻撃。角は額面についている。

6) 角の基部で額や頭を少し上から打つ攻撃。攻撃は体重または後肢で立ち上がることで強化される。

7) 頸を水平にして走ってきて、頭と角の基部で打ち、押し合う。

8) 雄同士が額や角の広がった基部で打ち、押し合う。前と上に曲がった角で肉食動物を下から上と前に突く攻撃。

主要な亜科の闘いの方法と角の進化は非常に早くに認められており、多くの場合亜科は角の形成の始まりまでに分かれていた。このことは古生物学の資料により、ノロとキョン類の祖先に角がなかったことから当然である。おそらく、角はいろいろの属で互いに無関係に現れた。同時に、シカ類の角の構造の一体性とシカ類と洞角類の角骨の相同は、これらの角が共通の祖先に由来することを示している。もしそうでないとしても、全ての偶蹄類に共通な種間関係の諸条件と関係のある角の形成の初期段階に広く見られる平行現象と収斂の例がある。

角の1尖、2尖の段階で、多分3尖の段階でも、分岐的な発展があった。つまり、ルサジカ属は2尖の角の段階でシカ属のグループから分かれた。トナカイは2尖、3尖の角の段階でオジロジカ属から分かれた。ヘラジカはおそらく1尖の段階で分かれたであろう。全て上述のことから、いろいろの亜科や属の角枝の相同を確かめようとする試みは根拠薄弱であることは明らかである。

雌獲得のための闘いが激しくなり、一夫多妻制がはっきりとすると同時に、シカ類の角は完全な模擬戦の性質を獲得したので、ノロのようにアカシカに比べて角が原始的で相手に危険だと、はっきりした一夫多妻制が見られない。また雌をもたない雄が、雌を追っている他の雄と出会ったときだけ、雄同士の闘いが行われる。アカシカの雄はハレムをもち、他の雄を雌に近寄せないから、闘いは非常に頻繁に行われるが、これは普通のことである。そのため死亡の増加が死亡率を低くするような角の形を発達させた。闘いの模擬戦的性質を強めるのは当然である。このような例にはトナカイとアカシカがある。

種間の闘いに使われる角としては、原牛、*Bison priscus*、アフリカスイギュウの角がある。肉食動物による抑制が弱まったり、なくなったりするか、または家畜化されると、性淘汰の役割が強くなる。このことで、角の形や角が頭骨につく状態が変化し、性的二型が強まる。*Bison priscus*は氷河期にヨーロッパバイソンに変化した。原牛の多くの家畜化された子孫では、雌だけが前を向いた共通の形の角をもっており、雄では角が短く円錐形をしており、横を向いて顔面を越えることはない。肉食動物の抑制が続くと、角の基部が相手の額による攻撃から頭を護る兜のようになっているアフリカスイギュウ、ジャコウウシ、ヌーのような形の角ができる。釣り針のように上に曲がった角の先端は、肉食動物に重傷を負わ

せるような状態になっている。

反芻類の角の機能の分析と角の進化によって、Aristotelesに始まり、Darwinも含めて多くの自然科学者たちが疑った種を維持するための目的にかなった適応としての模擬戦用の武器の構造を理解できる。この場合、種内関係と性淘汰は、一般的な生存のための闘いと自然淘汰の側からの制御を必要とすることが明らかである。

<文献省略>

[Северцов С А 1951. Проблемы экологии животных. неопубликованные работы. Том 1. Эволюция рогов некоторых парнокопытных как турнирного оружия в боях за самку (К вопросу с соотношении полового и естественного подбора). Издательство Академии Наук СССР, Москва]

(ミチューリン生物学研究 7(2):172-179(1971), 8(1):68-76(1972), 8(2):137-145(1972), に掲載したものを, 藤巻が手直した)