

マメジカの生理学的特性

—原始的な反芻動物の形態・生理および習性—

Physiological Features of the Mouse Deer

—Morphology, Physiology and Ethlogy of the Primitive Ruminant—

福田 勝洋

Katsuhiko Fukuta

岡山理科大学理学部

Faculty of Science, Okayama University of Science

マメジカ *Tragulus spp.* は、英名で mouse deer あるいは chevrotain と呼ばれ、偶蹄目、反芻亜目に属し、独立したマメジカ科を構成する。マメジカ科 Tragulidae には、ミズマメジカ water chevrotain、インドマメジカ Indian (spotted) chevrotain、オオマメジカ greater mouse deer、ジャワマメジカ lesser mouse deer の3属4種が現存し、いずれも熱帯地域に生息している (Novak, 1999)。ミズマメジカは西アフリカに生息するが、他の2属3種はアジア産で、それらの分布を Fig. 1 に示す。3属4種のマメジカについて体重、体長、肩高を Table 1 に示すが、中でもジャワマメジカが最も小さく、現存する最小の有蹄動物とされる。

ジャワマメジカはサイズが小さくウサギ程度であることから、大型草食家畜に代わる実験動物として注目されてきた。マメジカの様々な生理学的調査から興味ある特性が明らかになり、適応放散した偶蹄目の進化の過程を検討する点からも貴重な動物であると考えられる。

Table 1 Body size of living Tragulids

Species	Head & body length (cm)	Shoulder height (cm)	Body weight (kg)
Water chevrotain	75 - 85	35 - 40	7 - 15
<i>Hyemoschus aquaticus</i>			
Indian chevrotain	45 - 55	25 - 30	2.2 - 2.7
<i>Moschiola meminna</i>			
Greater mouse deer	50 - 75	30 - 35	3 - 5
<i>Tragulus napu</i>			
Lesser mouse deer	30 - 47	20 - 25	0.7 - 2
<i>Tragulus javanicus</i>			

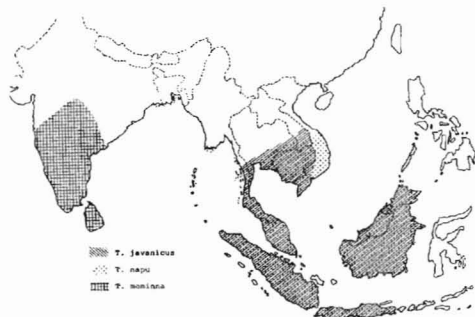


Fig.1 Natural habitat of Asian mouse deer

マメジカの消化器系

反芻動物の特徴は前腸発酵動物として大きな胃をもつことである。一般的な反芻動物の胃は4区画からなり、巨大な第一胃内で微生物の発酵により繊維成分を消化する。

マメジカの胃は3区画からなり、反芻家畜の第三胃 Omasum に相当する部位を欠く (Fig. 2)。第一

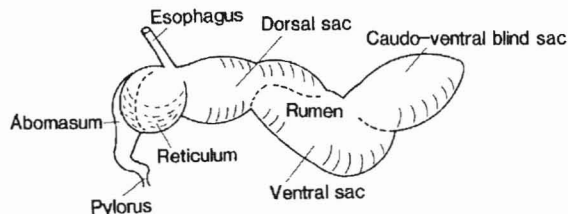


Fig. 2 Stomach of mouse deer

胃は大きく、第一胃 Rumen と第二胃 Reticulum を加えた反芻胃の容積は胃の 96.1 % を占め、ヒツジやウシよりもその比率は高い (Vidyadalan et al. 1982b)。第二胃と第四胃 Abomasum をつなぐ部位を組織学的に観察では痕跡的な第三胃が観察される (Agungpriyono et al., 1992)。胃の内腔面は、第一胃は無数の乳頭が被い、第二胃はハチの巣状、第四胃は滑沢柔軟な粘膜面である。重弁構造のある第三胃に当たる部位はみられない。

草食動物は一般に腸管が長く、大腸では腹腔内に納めるため結腸が回旋し、求心回から遠心回へと続く円盤状を呈する。マメジカでも回旋がみられ結腸螺旋ワナを形成している (Fig. 3)。

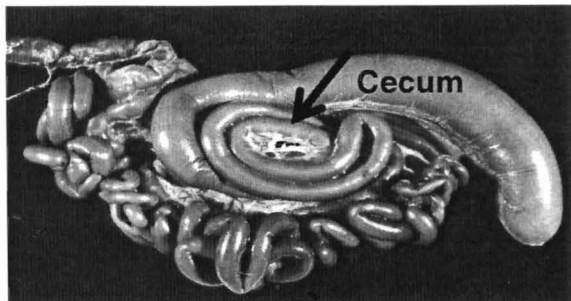


Fig. 3 An arrow indicates a spiral colon

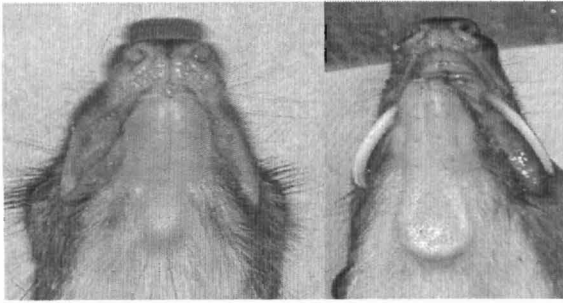


Fig. 4 Intermandibular gland
left:female, right: male

第一胃内には線維分解能のある細菌とプロトゾアが常在する。野生由来のマメジカを調べた Kudo et al.(1995a) の報告では、細菌では *Oscillospira* 属の数が多く、*Fibrobacter* 属や *Ruminococcus* 属は線維分解が高い。プロトゾアではルーメン絨毛虫が6種類 (*Isotricha* 属1種、*Entodinium* 属5種) が認められる。個体によっては絨毛虫を欠くものや、1種類のみのももある。家畜に比べてルーメン微生物は少ないが、単独生活を好む習性と野生由来個体であるためと考えられる。

下顎間腺

マメジカの成体のオスではオトガイ(頤)の部位が盛上っている。飼育下のマメジカではこの部分を柵におしつけるのがしばしば観察される。マメジカに特有の臭腺で下顎間腺 intermandibular gland(オトガイ腺 chin gland) と呼ばれる。雌雄ともに頤部分に膨らみはあるが、オスでより顕著である (Fig. 4)。この腺を組織学的にみると、皮膚の下層に厚い脂腺と、さらに深層のアポクリン腺部から構成される。下顎間腺の近くの下顎腺は PAS 染色に陽性で、粘液多糖類である唾液であるが、下顎間腺は PAS 染色に染まらない。アポクリン腺部は単層の立方上皮からなる管状腺で、電顕下で特有の分泌像が観察される。

縄張りのため立木や、繁殖期でのメスへのマーキングに利用される (Davison, 1980; Rall et al., 1975)。

歯列

反芻動物は前頭部に角 horn または枝角 antler をもつ。しかしマメジカは、ジャコウジカやキバノロと同様、角や枝角をもたず、上顎の犬歯が発達する。マメジカの歯式 dental formula を以下に示す。

乳歯			永久歯			
0	1	3	0	1	3	3
3	1	3	4	0	3	3

上顎では切歯を欠きその部位は歯板となる。下顎の犬歯は成体では切歯状化し、切歯列に加わっている。上顎の犬歯は成体のオスで発達し、終生伸び続ける (Fig. 5)。犬歯は非常に鋭く、闘争相手に深手をあたえる。この犬歯はげっ歯類の切歯と同様に伸

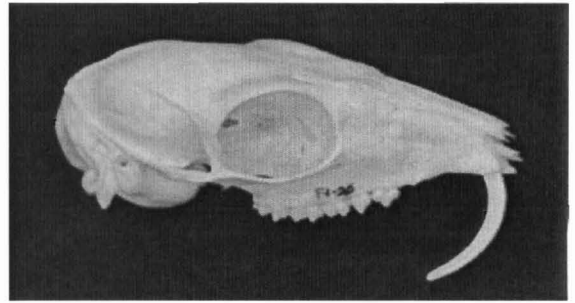


Fig. 5 Skull of mouse deer.
Upper canines are well developed.

び続けるため、飼育下ではオスの犬歯を切断することが必要となる。

反芻家畜の臼歯は草などを磨砕するため咬合面が広く月状歯となるが、マメジカの臼歯はあまり平坦ではなく磨砕には適していない (Vidyadaran et al. 1982a)。

骨格系

マメジカの脊柱は頸椎7、胸椎13、腰椎6、仙椎5~6、尾椎10以上からなり、胸椎は7で、軸骨格に関して反芻家畜と大きな違いはない。

マメジカはシカ科と同様、前後肢とも主蹄と副蹄の4指(趾)をもつ。下腿骨は腓骨がほとんど発達せず、脛骨上端のわずかな突起として認められる。中手骨と中足骨は第三、第四中手(足)骨が癒合して、いわゆる管骨 cannon bone となり、その両側に弱小な第二、第五中手(足)骨を備える。若齢時では第三、第四中手(足)骨は癒合しておらず、成長過程で癒合する。指(趾)骨は癒合しておらず、第三、第四指(趾)列は発達して末節骨が主蹄となる。第二、第五指(趾)列は弱小だが、基節骨、中節骨、末節骨からなる完全な構成となっている (Fig. 6)。

動脈系

大動脈弓から頭頸部や前腕部の前半身に分布する動脈の分枝パターンは動物種によって異なる。反芻



Fig.6 Skelton of caudal part
of mouse deer, 3-day-old.
Alcian blue-alizalin red stain

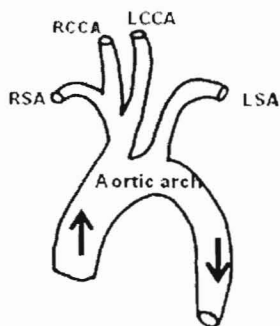


Fig.7 Arterial branching pattern from aortic arch
Arrows indicate blood flow from heart.
LSA and RSA: left and right subclavian arteries
LCCA and RCCA: left and right common carotid arteries

動物のウシやヒツジでは、大動脈弓から強大な一枝、腕頭動脈幹のみが分岐し、この動脈幹から左右の鎖骨下動脈と両頸動脈が分岐する。しかし、マメジカでは腕頭動脈に続いて左鎖骨下動脈が分岐し、大動脈弓から2枝が分かれる。また腕頭動脈幹から両頸動脈を経ずに直接左右の総頸動脈が分岐することもある (Fig. 7) (福田ら, 2003)。

偶蹄目一般では、脳への血液供給は特異な動脈系である怪網による。偶蹄目以外ではイルカやクジラのようなクジラ目の動物にも怪網が発達する。怪網 rete mirabile とは動脈が細枝に分枝して網目状となった後、再び1本の動脈に統合するまでの部位で (Fig. 8)、この網目状の動脈系により脳に供給される血液を冷却すると言われる。しかし、我々の観察では、マメジカでは怪網が形成されず、偶蹄目以外の動物と同じように総頸動脈 common carotid artery が外頸動脈 external carotid a.と内頸動脈 internal carotid a.に分岐し、Fig. 9 で示すように内頸動脈が頭蓋腔内に進入し、脳に分布していた (Fukuta et al. 2007a)。偶蹄目で怪網を欠くのはマメジカのみで、何故マメジカで怪網が形成されないのか、今後解明していかねばならない。

赤血球

マメジカの特徴として赤血球のサイズが小さいことは古くから知られている (Altman & Dittmer,



Fig. 8 Arrows indicate rete mirabile of goat.
Characteristic arterial network in the skull



Fig. 9 Corrosion cast of arterial vessels of mouse deer brain. Internal carotid artery (ICA) is present, but no rete mirabile

1961; Duke, 1963; Gulliver, 1870)。マメジカの赤血球は哺乳類の中で最も小さく、形も球状とされてきた。サイズは小さいが赤血球数で補うことにより、ヘマトクリット値は 50.2 % と、他の動物と同レベルにある (Fukuta et al., 1996)。また、赤血球の形が球状のため低張液に対する抵抗性が低いとの報告もある (Snyder & Weathers, 1977)。

走査電顕により観察すると、形は球状とは限らず、円盤状、球状、楕円、桿状など様々であった (Table 2)。また赤血球の表面に特異な小窩がみられ (Fig. 10)、その径は $0.128 \pm 0.039 \mu\text{m}$ ($0.071 \sim 1.86$) であった (Fukuta et al., 1996)。小窩の出現する赤血球はおおよそ 12.8 % で、個体により小窩をもつ赤血球の出現率は異なるものの、観察した全てのマメジカで小窩は観察された。

Table 2 Shape and size of erythrocytes

	long axis (μm)	short axis (μm)
Spherical	1.45 ± 0.19	
Oval	1.75 ± 0.21	1.16 ± 0.12
Disk	1.63 ± 0.23	$0.80 \pm 0.15^*$
Rod	1.84 ± 0.18	0.80 ± 0.11

* width of erythrocyte

透過電顕により赤血球横断面を観察すると、小窩は管状でなく赤血球内で空胞状を呈し、走査電顕で小窩とみられた孔を介して細胞外に通じていた。骨髄における成熟過程の網状赤血球においても空胞は観察された (Fukuta et al., 2007b)。

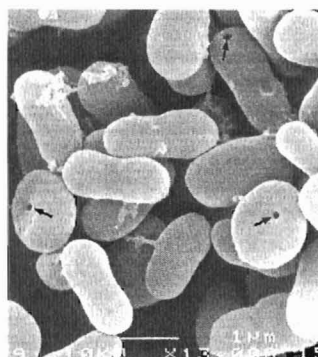


Fig.10 Several erythrocytes having a pit (arrows)

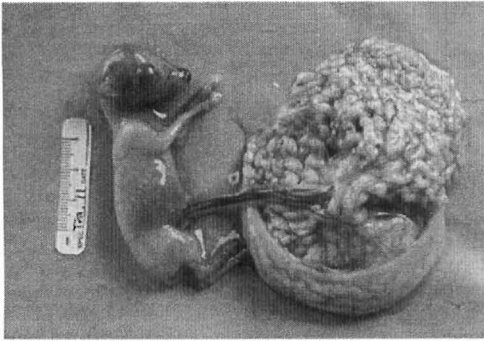


Fig. 11 Fetus and placenta of mouse deer.

容積の少ない赤血球内にさらに空胞を有することで機能的に不利と推測されるが、健康状態に影響はないようで、調査したマメジカのいずれにおいても貧血などの症状はみられなかった。

繁殖生理

人工飼育下で得られたマメジカの繁殖学的なデータをまとめたものを以下に示す (Kudo et al. 1995b)。

- 繁殖季節……………無 (周年繁殖)
- 性周期……………14~16 日
- 交尾期間……………2 日
- 最短交尾日齢……………166 日齢 (オス)
- 最短受精日齢……………125 日齢 (メス推定)
- 最短出産日齢……………258 日齢
- 最短妊娠期間……………132 日齢
- 平均妊娠期間……………134±2 日
- 後分娩発情……………有 (30 分後から)
- 産子数……………通常 1 子 (まれに 2 子)

げっ歯類で一般にみられる後分娩発情も、反芻類では例外的にマメジカでのみ見られ、分娩後 2 日間にわたって交尾が行われる (Cadign, 1972)。このため成体のメスでは連続妊娠となるが、産子数が少なく妊娠期間の長い小型動物で個体数を増やすための戦略と推測される。

胎盤

反芻動物の胎盤は解剖学的に叢毛胎盤 cotyledonary placenta であるが、マメジカではウマやブタとおなじ汎毛胎盤 diffuse placenta である (Fig. 11)。胎盤における母子間の組織レベルでの関係は、上皮絨毛胎盤 epithelochorial placenta で、ウシの胎盤で見られる二核細胞も多数分布することから、マメジカの胎盤は汎毛性で上皮絨毛性胎盤から反芻動物に特有な叢毛性の上皮絨毛合胞体性胎盤 synepithelochoridal placenta への移行過程にあると考えられる (Kimura et al. 2004)。

成長

マメジカの新生時体重は平均 154.6 g で、母体の約 10% にあたる。誕生 30 分後には立ち上がって歩

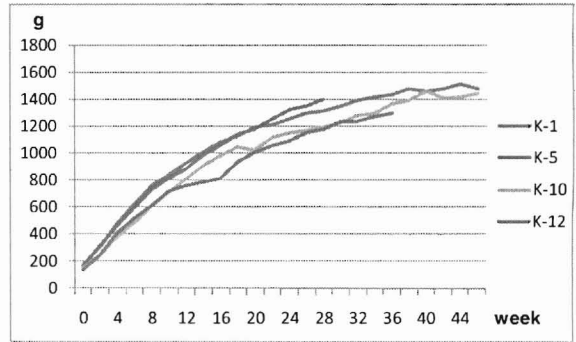


Fig.12 Growth curve of lesser mouse deer

きまわる (福田, 1991)。飼育下のマメジカの体重曲線を Fig. 12 に示す。限られた個体数であるが、全頭同様のカーブ描くことから、飼育下のマメジカでの一般的な成長傾向を示している。体重曲線は楕円状に増加し、14~20 週齢には 1,000g となり、その後は緩やかに増加して、9~10 ヶ月齢で 1,500 g となり、ほぼ平衡に達する。性成熟は 4~5 ヶ月齢と推定される。

習性

マメジカは森林棲の小型哺乳類の例にもれず、単独生活を好み、繁殖期での雌雄のペア、あるいは分娩後の母子が連れ立つのを除けば、通常 1 頭で単独生活する。性格は臆病で警戒心が強い半面、ヒトにも慣れてヘットとして飼育されることもある。1 日の大半を岩陰やブッシュの茂みの中に隠れて過ごす。

日中見かけることが少ないことから、マメジカは夜行性の動物とされてきたが、テレメーターを装着したマメジカの行動追跡から、日中でも盛んに行動し、夜間ではむしろ活動しないことが Matsubayashi et al. (2003) によって明らかにされた。飼育下の動物の観察でも夜間は行動せず、夜明け前や日没後の薄明時に活発に行動することが確認されている。野生状態で日中活動するのは、生息地する熱帯雨林では日中でも薄暗いためと思われる。

縄張りを持ち、下顎間腺からの分泌物で立ち木にマーキングし (Davison, 1980)、接近する同種を追い払う。繁殖期を除いてメスに対しても排除する傾向があり、上顎犬歯によって深手を負わせることもある。

マメジカは始新世の後期に反芻亜目の進化の主流から離れ、独立した科として大きな変化なく現代まで生き延びてきたと考えられている。そのため偶蹄目の祖先の姿を残す '生きた化石' とも言われる。遠い過去においては我が国を含め広範囲に分布していたマメジカも、現在では熱帯地方に 3 属 4 種のみが生存している。警戒心の強さで生き抜いてきたのであろう。

マメジカは偶蹄目、反芻亜目に属するにもかかわらず、非反芻類的な、さらには非偶蹄類的な特性さ

えもみられことから、偶蹄目や反芻類の進化を解明していくために重要な情報を得られることが期待される。現代まで生き抜いたこの貴重な動物がこれからの将来も生存していけるように守っていきたい。

参考文献

- Altman, P.L., and Dittmer, D.S. (1961) Blood and Other Body Fluids, pp. 119-120. Bethesda, M.D.: Federation of American Societies for Experimental Biology.
- Agungpriyono, S., Yamamoto, Y., Kitamura, N., Yamada, J., Sigit, K., and Yamashita, T. (1992) Morphological study on the stomach of the lesser mouse deer (*Tragulus javanicus*). J. Vet. Med. Sci., 54: 1063-1069.
- Cadign, F.C. (1972) A brief report on copulatory and perinatal behavior of the lesser Malayan mouse deer (*Tragulus javanicus*). Malay Nat. J. 25: 112-116.
- Davison, G.W.H. (1980) Territorial fighting by lesser mouse mouse-deer. Malayan Nat. J., 34: 1-6.
- Duke, K.L. (1963) Erythrocyte diameter in *Tragulus javanicus*, the chevrotain or mouse deer. Anatomical Record, 147: 239-241.
- 福田勝洋 (1991) ジャワマメジカ—大型反芻動物のパイロットアニマルとしての可能性. 畜産の研究 45: 181-187.
- Fukuta, K., Kudo, H., and Jalaludin, S. (1996) Unique pits on erythrocytes of the lesser mouse-deer, *Tragulus javanicus*. J. Anatomy, 189: 211-213.
- 福田勝洋, 大類健史, 佐々木基樹, 木村順平, 遠藤秀紀, Ismail, D., 工藤 博 (2003) マメジカにおける大動脈弓の分枝と脳への動脈分布. 草食実験動物, No. 27, 35-44.
- Fukuta, K., Kudo, H., Sasaki, M., Kimura, J., Ismail, D.B., and Endo, H. (2007a) Absence of carotid rete mirabile in small tropical ruminants: implication for the evolution of the arterial system in artiodactyls. J. Anatomy, 210: 112-116.
- Fukuta, K., Orui, T., Tanaka, K., Sasaki, M., Endo, H., Ismail, D.B., Kudo, H., and Kimura, J. (2007b) Novel erythrocyte pits in the small tropical ruminant, lesser mouse deer. Anat. Histol. Embryol., 36: 424-427.
- Gulliver, G. (1870) On the size of the red corpuscles of the blood of *Moschus*, *Tragulus*, *Orycteropus*, *Ailurus*, and some other mammalian, with historical notices. Proceedings of the Zoological Society of London, 92-99.
- Kimura, J., Sasaki, M., Endo, H., and Fukuta, K. (2004) Anatomical and histological characterization of the female reproductive organs of mouse deer (Tagulidae). Placenta, 25: 705-711.
- Kudo, H., Imai, S., Jalaludin, S., Fukuta, K., and Cheng, K.-J. (1995a) Ruminants and rumen microorganisms in tropical countries. In Rumen Ecology Research Planning, pp.66-89. International Livestock Research Institute, Nairobi, Kenya
- Kudo, H., Abdullah, N., Ho, Y.W., Jalaludin, S., Hawa, I., and Fukuta, K. (1995b) Behavior and reproduction of captive lesser mouse deer *Tragulus napu*. Malay. J. Anim. Sci., 1: 24-28.
- Matsubayashi, H., Bosi, E., and Kohshima, S. (2003) Activity and habitat use of lesser mouse-deer (*Tragulus javanicus*). J. Mammalogy, 84: 69-73.
- Novak, R.M. (1999) Chevrotains or mouse deer. In Walker's Mammal of the World, vol. 2, 6th edn., Baltimore: Johns Hopkins University Press, pp. 1081-1084.
- Ralls, K., Barasch, C., and Minkowski, K. (1975) Behavior of captive mouse deer, *Tragulus javanicus*. Z. Tierpsychol., 37: 356-378.
- Snyder, D.K., and Weathers, W.W. (1977) Hematology, viscosity, and respiratory function of whole blood of the lesser mouse deer, *Tragulus javanicus*. Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology, 42: 673-678.
- Vidyadaran, M.K., Hilmi, M., and Sirimane, R.A. (1982b) Dentition of the Malaysian lesser mouse-deer (*Tragulus javanicus*). Pertanika, 4: 47-52.
- Vidyadaran, M.K., Hilmi, M., and Sirimane, R.A. (1982) The gross morphology of the stomach of the Malaysian lesser mouse-deer (*Tragulus javanicus*). Pertanika, 5: 34-38.