

令和 5 年 6 月 9 日現在

機関番号：13901
研究種目：若手研究(B)
研究期間：2017～2022
課題番号：17K17794
研究課題名（和文）四肢動物の骨格形態と四足歩行様式の関係の理解、および絶滅動物の古生態復元への応用

研究課題名（英文）Relationship between skeletal morphology and gait system in quadrupedal tetrapods with implications to gait reconstructions of extinct taxa

研究代表者
藤原 慎一（Fujiwara, Shin-ichi）

名古屋大学・博物館・講師

研究者番号：30571236
交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、四肢動物の骨格形態と運動様式の関係を探ることに焦点を当てたものである。動物の三次元骨格形態に肉付けを行い、重心位置を推定する研究では、現生トカゲ類の体の輪郭の推定から重心位置の見積もりまで手法の検証を行い、鳥盤類恐竜の関節骨格から取得した三次元形状で同手法を適用した。鳥類の胸部骨格形態を用いて飛翔能力の推定する研究では、現生の鳥類を用いて鳥口骨の折れ曲がりに対する強度と鳥の羽ばたき能力の関係を探りだした。そして、鳥口骨の骨格強度が絶滅したの鳥の飛翔能力を推定する指標になることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、一義的には動物のもつ体の形態と運動への適応の関係について新たな知見をもたらしたものである。これらの成果は、絶滅動物がどのように生きていたかについて、より確からしさを伴う復元を行うための重要な根拠となる。そして、その成果の一端は博物館の展示や映像作品、絵画作品などに反映されるほか、それらに付随する科学的根拠を示した解説を通じて、科学に対する興味関心を引き出す一助となるであろう。

研究成果の概要（英文）：This study focused on exploring the relationship between skeletal morphology and locomotor strategies among tetrapods.

In the first project, 3D-images of squamate skeleton were used to reconstruct the outlier of the body, and then the center of mass positions (COM) were estimated. After the method seemed valid for estimating the COM from the 3D skeletal morphology, the method was applied to estimate the COM of ornithischian dinosaurs, and their limb postures were re-considered.

In the next project, the strength of the coracoid bone against bending force and the flapping ability were compared among birds.

研究分野：機能形態学

キーワード：機能形態 運動様式 姿勢 重心 飛翔

1. 研究開始当初の背景

陸生の四肢動物の運動様式は種ごとに特徴的であり、運動効率の差に反映されるため、進化史におけるその変遷は重要な進化イベントとして位置付けられる。しかし、個々の絶滅動物の運動様式を明確な根拠によって復元することが大きな課題となるため、その進化過程は未解明な部分が多い。化石に残る骨格形態から、絶滅動物の運動様式をより確からしく復元するためには、「動物の重心位置の正しい推定」および「筋骨格系が特定の運動を許容できるかの評価」が不可欠である。

そこで、現生種を用いて、骨格形態に基づいた物理指標に基づいて四足歩行動物の足取りの順序を復元する手法を確立するため、「骨格形態から筋肉の走向を反映した三次元肉付モデルを復元する手法」および「重心配置に基づく足取り順序を推定する手法」を構築し、鳥盤類に含まれる *Ceratopsia* 類恐竜など、歩行様式の大きな変遷が見られた一部の絶滅動物の歩行様式の復元を試みる予定であった。

ただし、新型コロナウイルスの感染拡大の影響で、当初予定していた研究計画の一部が進められないこととなったため、運動様式の大きな変遷を捉えることができる骨格形態指標を見出す研究を進めていくこととした。

2. 研究の目的

本プロジェクトでは、四肢動物の三次元骨格形態の特に胸部骨格に着目し、それを覆う筋骨格形態や、胸部骨格に関連する運動機能をより確からしく復元する手法の確立し四肢動物の運動機能の進化史を明らかにしていくことを目指した。これは以下に挙げるいくつかの小プロジェクトから構成される。

A) 肩甲骨の位置の推定

→ 動物の四足歩行時の胴体の安定性を保つために適切な前肢姿勢を、三次元筋骨格モデルによって検証を試みた。四足歩行時、下に落ちようとする胴体に対して、前肢と胴体を結ぶ筋肉（腹鋸筋、菱形筋）は、胴体を持ち上げようとしており、胴体に作用するこれらの力が胴体に 3 軸回りの回転をもたらす。四足歩行する動物が安定した姿勢で歩いているのであれば、これらの回転力が相殺されることでバランスがとれているはずである。現生種を用いて、この仮説を検証し、四足歩行を行う絶滅動物の最適な肩甲骨の位置を探った。

B) 鳥の羽ばたき能力の指標

→ 鳥が飛翔する際、飛翔筋（胸筋、烏口上筋）を収縮させるが、胸部骨格の一部である烏口骨が突っ張り棒の役割を果たし、折れ曲がりに堪える必要がある。そのため、鳥の、飛翔能力の有無や飛翔様式の違いが、烏口骨の折れ曲がりに対する強度に反映されると期待される。現生の鳥数百種を用いて、この仮説の検証を試みた。

C) トガリネズミ類の掘削適応の指標

→ トガリネズミ類は、通常の哺乳類のように地上性のものから、モグラのように高度に掘削適応したもので、運動様式を大きく変化させた。掘削には非常に大きな基質からの反力が掘削器である前肢にかかるため、掘削適応への進化の過程で、前肢が側方からの圧縮に対して高い強度をもつように胸部骨格を進化させてきたことが予想される。本研究ではトガリネズミ類の鎖骨に着目し、その骨格強度が掘削適応に応じて高まるという仮説を立て、これを検証した。

D) 重心位置の推定法と、二足歩行性—四足歩行性の推移の指標

→ 二足歩行性から四足歩行性への進化が起こったとされる鳥盤類恐竜について、その姿勢進化がどこで起こったかを明らかにするため、胸部骨格の三次元形状を取得して重心位置の推定を試みた。

3. 研究の方法

A) 肩甲骨の位置の推定

→ 現生動物の遺体標本を CT 撮像して、股関節回りに胴体のピッチ、ロール、ヨー回転を許容し、肩甲骨の位置を三次元空間上に自由配置できる三次元筋骨格モデルを構築した。そのモデル上で、重心位置に重力方向への加速力、及び、肩甲骨から胴体へ伸びる筋肉の付着位置に筋の収縮力がかかっている状態を想定した。これらの力が、胴体をピッチ回転、ロール回転、ヨー回転

させない肩甲骨の位置を計算し、その空間分布を調べ、実際の動物の肩甲骨の肩甲骨の位置との対比を行った。

B) 鳥の羽ばたき能力の指標

→ 現生の鳥の骨格を 220 標本用い、鳥口骨の折れ曲がりに堪える強さの指標として断面係数を計測した。体重に対する鳥口の断面係数を、飛翔能力の違い（羽ばたき能力無し、通常の羽ばたき飛翔、水中羽ばたき遊泳、滑翔）で違いが出るかを見積もった。

C) トガリネズミ類の掘削適応の指標

→ 現生のトガリネズミ類 20 種の CT 撮像データから、体重を支えるために鉛直方向の力がかかる肋骨と、掘削時に長軸方向の圧縮の力がかかる鎖骨を取りだし、それぞれ応力解析にかけた。そして、運動能力（通常の四足歩行、半掘削、高度な掘削）の違いを反映するか検証した。

D) 重心位置の推定法と、二足歩行性—四足歩行性の推移の指標

→ 恐竜の骨格について、人の手で組み立てられることによる胸部骨格の形状バイアスをなくすため、関節した状態で見つかる恐竜化石のみを用い、特に胸部骨格の三次元形状のスキャンデータを集積した。3DCAD ソフトウェア上でこれらの骨格に肉付けを行うことで、重心位置の推定を試み、重心位置の推定を行った。

4. 研究成果

A) 肩甲骨の位置の推定

→ 検証の結果、四足歩行動物は胴体に対して前肢が特定の領域に位置しているときのみ、胴体をぶれさせずに安定した歩行ができることが示された。これは、従来モデルでは説明ができなかった、四足歩行性の動物の肩甲骨の位置に対して、明確な答えを初めて示したものである。本成果から、絶滅動物の肩甲骨の位置を正しく復元することができるようになると期待される。本研究の成果の一部に本助成が使われ、*Journal of Anatomy* に掲載された。

Fujiwara S-i (2018) Fitting unanchored puzzle pieces in the skeleton: appropriate 3D scapular positions for the quadrupedal support in tetrapods. *Journal of Anatomy* 232: 857-869 <doi:10.1111/joa.12778>.

B) 鳥の羽ばたき能力の指標

→ 鳥の胸部骨格形態が、飛翔能力の有無や飛翔様式の違いを反映することが明らかとなった。鳥は飛翔筋の収縮力に応じて鳥口骨の折れ曲がりに対する強度を高める必要があるため、上述の骨格形態と機能の関係は整合的である。具体的には、体重に対する鳥口骨の強度が、羽ばたき能力をもたないダチョウなどの鳥で最も低く、羽ばたき能力を有する他の鳥では有意に高い強度を示した。また、羽ばたき能力を有する鳥の中では、ペンギンのような潜水性の鳥と通常の羽ばたき飛翔を行う鳥で似たような強度を示したのに対し、アホウドリなど滑翔を行う鳥で最も高い強度を示した。この指標は絶滅した鳥の羽ばたき能力の復元に応用することができるため、恐竜から鳥へと進化する過程のどの段階で羽ばたき能力が獲得されたかを復元できることが期待される。本研究の成果は *Journal of Anatomy* に掲載された。

Akeda T, Fujiwara S-i (2022) Coracoid strength as an indicator of wing-beat propulsion in birds. *Journal of Anatomy* 242: 436-446 <doi: 10.1111/joa.13788>.

C) トガリネズミ類の掘削適応の指標

→ トガリネズミ類は掘削適応への進化の過程で、前肢が側方からの圧縮に対して高い強度をもつように胸部骨格を進化させてきたことを示した。トガリネズミ類の胸部骨格は、鉛直方向への圧縮に対する強度は体重と高い相関を示しており、これは体重支持への適応だと解釈される。一方、鎖骨の長軸方向の圧縮に対する強度は、掘削能力が高いグループほど高まった。従って、鎖骨の強度は、化石モグラ類の骨格形態から掘削適応の過程を探るための重要な指標になると期待される。本研究の成果は投稿準備中である。

D) 重心位置の推定法と、二足歩行性—四足歩行性の推移の指標

→ 発掘時の関節した状態のままの鳥盤類恐竜化石の 3D スキャンデータに肉付けを行ったモデルで重心位置の推定を試みたところ、組立骨格に基づいて推定されてきた重心とは異なる位置に重心が置かれることが予想される種がいくつか判明し、鳥盤類恐竜の姿勢進化を明らかにするうえで、大きな影響を与える結果が得られた。本研究は手法の妥当性についてもう少し検証を重ねた上で、公表していくことを予定している。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Shin-ichi Fujiwara	4. 巻 232
2. 論文標題 Fitting unanchored puzzle pieces in the skeleton: appropriate 3D scapular positions for the quadrupedal support in tetrapods	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 857-869
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/joa.12778	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takumi Akeda, Shin-ichi Fujiwara	4. 巻 242
2. 論文標題 Coracoid strength as an indicator of wing-beat propulsion in birds	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 436-446
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/joa.13788	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 Fujiwara, Shin-ichi
2. 発表標題 Muscle moment arm as a useful tool to determine the limb posture of ceratopsian dinosaurs
3. 学会等名 The 1st Asian Paleontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shin-ichi FUJIWARA, Konami ANDO
2. 発表標題 Propping on forelimbs carries a high risk of rib fractures in Tyrannosaurus (Dinosauria: Theropoda)
3. 学会等名 International Congress of Vertebrate Morphology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shin-ichi FUJIWARA
2. 発表標題 Detecting the forelimb posture of extinct terrestrial vertebrate taxa using the 3D musculo-skeletal models
3. 学会等名 16th International Echinoderm Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤原慎一
2. 発表標題 四肢動物の前肢の機能形態学～古生態復元の指標づくりとその先
3. 学会等名 日本古生物学会 (招待講演)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Takumi Akeda, Shin-ichi Fujiwara
2. 発表標題 The bracing strut for flapping muscles: coracoid strength can be used to reveal the origin and evolution of wing-beat propulsion in birds
3. 学会等名 International Congress of Vertebrate Morphology 2023 (国際学会)
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------