

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 6 年 6 月 17 日現在

機関番号：12605

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2022～2023

課題番号：22K20380

研究課題名(和文)呼吸に伴う重心移動から紐解く、恐竜類の呼吸システムの進化メカニズム

研究課題名(英文) Evolution of the dinosaur respiration system revealed from the movement of the center of gravity involved with breathing

研究代表者

上田 裕尋 (Ueda, Hirochika)

東京農工大学・学内共同利用施設等・特任助教

研究者番号：20963953

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,200,000円

研究成果の概要(和文)：四肢動物は呼吸に伴って内臓の位置が変化して重心移動が生じる。鳥類ではその特殊な肋骨・胸肋関節のおかげで重心移動が背腹に限定され二足歩行性や飛行能力に貢献している可能性が指摘されてきたが、実験的検証はなされていない。本研究では鳥類と有鱗類の生体を用いて重心移動を計測した。また、CTスキャンを用いて鳥類、哺乳類、爬虫類の肺の膨縮に伴う肋骨運動の定量評価を行った。この結果、鳥類だけでなく有鱗類でも重心移動が非常に小さく限定されていることが明らかになった。これは肋骨運動の定量解析を鑑みるに、有鱗類の呼吸では前方肋骨のみが呼吸運動に利用され、重心移動が非常に小さなものとなっているためであると考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究はDuncker (1979)が予想した有羊膜類の重心移動の仮説をもとに、呼吸運動と重心位置の関係性の進化史の解明を目指したものである。本研究の結果はDuncker(1979)の仮説の前提条件、すなわち四足性動物の重心が呼吸運動に伴って前後に移動するという推定がそもそも誤りである可能性を示唆するものであった。一方で重心の移動を制限していると推定されるメカニズムはそれぞれおこっており、呼吸を駆動する肋骨運動は複雑な進化を経ている可能性が明らかになった。これらの結果は生物進化における物理学的な制約という側面を明らかにするうえで、重要な手掛かりとなると期待される。

研究成果の概要(英文)：In tetrapods, the positions of visceral organs change with their respiration, resulting in a shift in the centroid. It has been pointed out that the position of the centroid in birds is limited to the dorso-ventral shift due to a unique joint between their rib and sternal rib, which may contribute to the bipedalism and flight ability, but this has not been verified experimentally. In this study, the centroid shifts with the respiration in birds (chickens) and squamates (Japanese geckos and leopard geckos) were measured. Furthermore, the rib movements involved with the lung exhalation and inhalation were evaluated quantitatively by CT-scanned data. The result revealed that the centroid shifts in the examined animals were small below the detection limit. In light of the quantitative analysis of CT data, this may be because only first to third ribs contribute to respiration in geckos, resulting in small centroid shifts.

研究分野：進化古生物学

キーワード：重心移動 呼吸 鳥類 生物進化 有羊膜類 肋骨運動

1. 研究開始当初の背景

呼吸運動は脊椎動物が生存するために不可欠な運動である。中でも鳥類を含む恐竜類では気嚢を用いた高効率な呼吸システムが知られており、恐竜類の繁栄の理由の一つとしても挙げられる。しかし、この呼吸システムの獲得へ至る理由については体の軽量化や低酸素環境への適応などが挙げられてきたが、依然として議論が続いている(例: Ward, 2006; Irmis, 2011)。

哺乳類や爬虫類を含む有羊膜類では、胸郭の容積を膨縮させることによって内部の圧力を変化させ、肺への吸気・排気を行って呼吸している。この運動は主に肋骨の回転運動や横隔膜等の筋肉の収縮によって行われている。これに伴って胸郭の後方に位置する内臓の位置や形態が変化するため、生体の重心位置が変化すると予想される。多くの四足動物は脊柱を水平に保って生活しており、呼吸に伴って内臓が前後に移動するため、重心も同様に前後に移動していると予測される。一方、鳥類は肋骨―胸肋関節によってフイゴ状に運動する胸郭を持っている。この特殊な形状によって呼吸に伴う重心移動は背腹方向に限定されている可能性が指摘されている(Duncker, 1979)。さらに、Duncker (1979)はこの特殊な胸郭によって飛翔中の安定性が向上していると推察している。しかし、鳥類における重心移動の様子を実測した例はない。

また、近年の多数の化石の発見から、鳥類に見られる気嚢がより基盤的な獣脚類にも見られ、高効率な呼吸システムは飛翔能力の獲得などよりも早い段階で恐竜類に獲得されていた可能性がわかってきている。また同様に、骨化した胸肋も恐竜類に系統的に広くみられる形質であり、フイゴ状の胸郭運動もまた、その起源が古い可能性が出てきている。これらのことから、本研究では、鳥類みられる呼吸に伴う重心移動の制限は、基盤的恐竜類ですでに獲得されており、恐竜類の祖先形質である二足歩行時の安定性も向上することから、二足歩行というボディプランの変化こそが呼吸システムの進化を促したのではないかと考えた。

2. 研究の目的

本研究は、現生有羊膜類の呼吸に伴う重心の移動の実測と、化石および現生有羊膜類の形態学的解析を通して、二足歩行性の進化が呼吸システムの進化を促したという仮説の検証を目指すことを目的とする。

3. 研究の方法

① 現生有羊膜類の呼吸に伴う重心移動の計測

本研究では、鳥類および有鱗類(トカゲ類)の生体を持ちいて、呼吸に伴う重心移動の測定実験を行った。実験には、鳥類 2 種 (*Gallus gallus*, *Coturnix chinensis*) と有鱗類 2 種 (*Gekko japonicus*, *Eublepharis macularius*) を用いた。これらの動物は体重が 50 g ~ 2 kg 程度しかなく、人間用に市販されている重心揺動計では軽すぎて測定ができない。また、市販の小動物用はマウス用に作られており、鳥類には使用することができない。そこで本研究では重心位置を測定できる装置の開発から行った。

本研究では生体の重心の位置ではなく、呼吸に伴うその移動が重要である。そこで、生体を合板で作成した板に乗せ、板ごと重心位置を測定することにした。合板裏に描いた 1 辺 27 cm の正三角形の各頂点に足を配置し、その下に圧力センサー(FSR402)を設置した。FSR センサから得られるシグナルは Arduino Uno を用いて 0.1 秒間隔でパソコンに取り込み記録した。Arduino Uno はセンサから得られるアナログデータを 10bit でデジタル化するが、本研究ではより高い解像度を得るために ADS1115 を用いて 16bit に変換している。圧力センサーが出力する値は抵抗値であり、これをセンサーにかかっている圧力に変換するために、個々のセンサーごとに抵抗―圧力変換式を求めた。また、作成した実験装置で重心移動が測定できているかを検証するために、合板上に振り子を設置し、重心移動を測定した。これにより、振り子の振動数と合致する重心移動が測定できることを確認した。

実験に際し、生体を 25 cm ほどの虫籠または 30 cm ほどのコンテナに入れ、なるべく静止させて測定を行った。ニワトリ(*G. gallus*)などは実験中に脱走を図ることが多く、測定時間は 3 分から 10 分と幅広いものとなった。また、重心の計測と同時に生体を動画で撮影し、動画に映る胸や腹部の動きを数えて呼吸頻度を求めた。

得られた重心移動データを折れ線グラフ及びスペクトログラムで確認後、呼吸頻度と一致する範囲の振動をバンドパスフィルタを用いて抽出、グラフ化した。

② 現生有羊膜類の呼吸に伴う肋骨運動の定量解析

呼吸に伴う肋骨運動や胸郭形態の変化を定量的に評価するために、現生有羊膜類 4 種(*C. japonica*, *Caiman crocodilus*, *Gekko japonicus*, *Mus musculus*)の冷凍標本を用いた CT 撮影を行った。各標本の気管を切開してシリコンチューブを挿入し、シリンジと接続した。何もしていない状態(排気状態)とシリンジから空気を送り込んで強制的に胸郭を拡大させた状態(吸気状態)で 2 回 CT 撮影を行った。胸郭や腹部が十分に膨らむまで空気を送り込んでいるため、実際の呼吸運動よりも大きく肺が拡大しており、肋骨運動は本来よりも過剰なものとなっている。得

られた CT データを画像処理ソフトウェア Amira3D Pro で立体構築し、吸気・排気状態の骨格 3D モデルを作成した。これを 3D 解析ソフトウェア Landmark を用いて肋骨頭関節、肋横突起関節、肋骨遠位端にランドマークを打ち、その座標データを取得した。肋骨が関節する椎骨を基準に、吸気・排気状態での肋骨に打ったランドマークの変位量を計算し、種間での肋骨運動の様子を比較した。

4. 研究成果

・現生有羊膜類の呼吸に伴う重心移動の計測

動画を用いた呼吸頻度の計測では、内温性(*G. gallus*, *C. japonica*)と外温性(*G. japonicus*, *E. macularius*)の間で違いは見られず、体サイズが大きいほど呼吸頻度が低い値を示した。また、どの動物種においても圧力センサを用いて得られた計測値をフーリエ解析およびスペクトログラム解析したものに、卓越した振動数域は観察されなかった。動画から得られた呼吸頻度の振動数を持つ重心移動を抽出したところ、ニワトリでも 5 mm 程度、ニホンヤモリに至っては 0.05 mm 程度と極めて小さな振動しか抽出されなかった。これらの結果は、鳥類に関しては重心位置が水平方向にはほとんど移動しないという Duncker (1979) の予想に則しているが、有鱗類においても重心位置がほとんど移動しないという予想に反した結果となった。

本研究結果は、Duncker (1979)における、有羊膜類における重心位置は、呼吸に伴って前後方向に移動しているという仮定がそもそも誤りの可能性を投げかけるものとなる。一方で、先行研究からマウスの重心位置は呼吸の頻度と一致する振動数で細かく振動していることが分かっている。このような違いは、後述する呼吸に関与する肋骨の位置や本数に関与している可能性がある。

・現生有羊膜類の呼吸に伴う肋骨運動の定量解析

本研究では肺に空気を強制的に注入して胸郭を拡大している。そのため、本来ならば連動しているはずの左右の肋骨が全く異なる動きをしていることがあった。一方で各動物種において胸郭拡大時に運動する肋骨とその回転、移動量を定量的に計測することができた。

肋骨頭、肋結節を結ぶ直線を軸に肋骨がどれくらい回転しているかを求めるために、これら二つの関節と肋骨遠位端のなす平面の法線ベクトルを求めた。この結果、マウスでは第 2 肋骨以降でおよそ同程度回転しており(図 1)、肋骨が長くなるほど肋骨遠位端の変位量が大きくなる傾向がみられた(図 2A)。一方、主竜類に含まれるメガネカイマン(*C. crocodilus*)とウズラ(*C. japonica*)では肋骨遠位端の変位量が大きいほど、回転角が大きくなっている(図 2B)。また、肋骨の長さや回転角に相関がみられない。これらの結果は、マウスとウズラ及びカイマンでは肋骨運動の様式が異なっており、マウスでは第 1 肋骨以外の肋骨を連動して胸郭の体積を増減させるのに対し、ウズラやカイマンでは一部の肋骨を主に運動させることで胸郭を動かしていると考えられる。これは鳥類やワニ類では最後方の肋骨は関節形態や癒合状態の関係でその運動が制限されていることから支持される。すなわち、最後方の肋骨は長いものの動かさず、脇腹付近の肋骨のみを動かしている可能性がある。ニホンヤモリ(*G. japonicus*)では、肋骨の遠位端の変位量に一定の傾向が認められず、その回転角は、左側の肋骨において、第 3 肋骨まで 10 度近く回転しているが、以降は 5 度程度にとどまり、最後方付近で再び大きくなっている。右側肋骨の計測データでは、隣り合う肋骨間で回転角が大きく変動し、最終肋骨で急激な上昇がみられる。この結果は、標本の体幹が側方にくねっていることが大きな要因と考えられると同時に、ニホンヤモリでは肺の拡大に寄与する肋骨が前方のものに限られ、後方のは体幹のくねりを伴う歩行運動の影響を著しく受けている可能性がある。

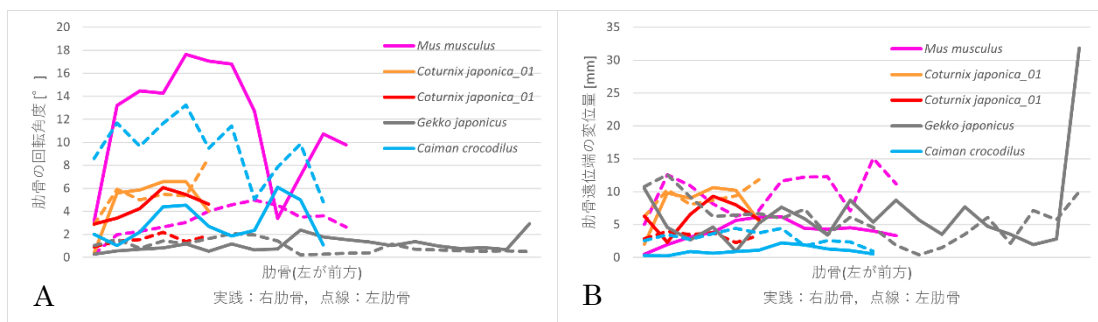


図 1 それぞれの肋骨の回転角度(A)と遠位端の変位量(B)を示す。

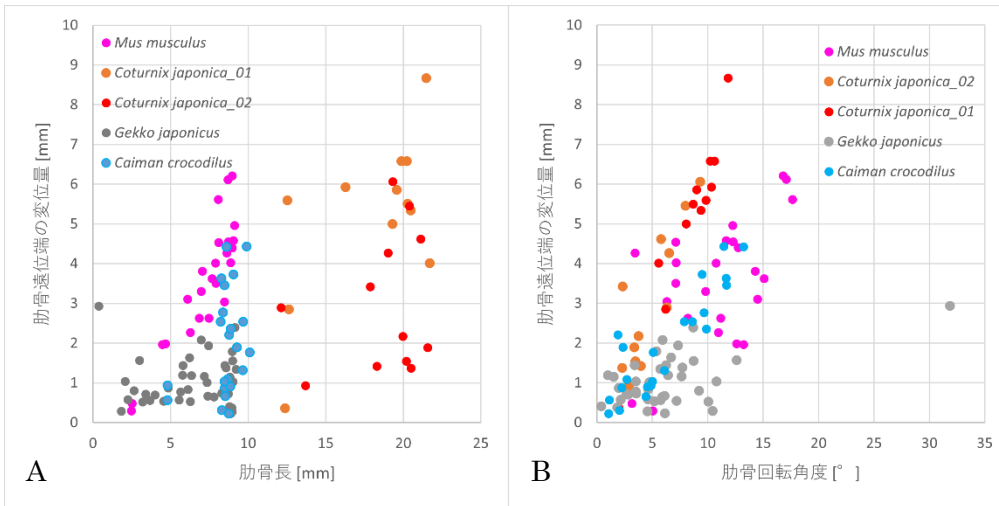


図2 肋骨長と肋骨の回転角度の関係(A)と回転角度と肋骨遠位端の変位量の関係(B)。

ニホンヤモリをはじめとする有鱗類では呼吸運動と思われる肋骨運動は腋窩部の狭い範囲に限定されている様子が観察でき、第3肋骨までが肺の拡大に寄与しているという上記の結果とよく一致する。また、前方肋骨のみが呼吸に伴って運動しているならば、内臓の位置変化があまり生じず、重心位置の変化が著しく小さいものことも説明できる。

・まとめと今後の展望

本研究の結果は、有羊膜類の呼吸運動に伴う重心移動は鳥類と有鱗類ではそれぞれの胸郭や肋骨の形態によって水平方向の移動が制限されており、Duncker (1979)の前提条件がそもそも誤っている可能性を示すことができた。今後は哺乳類やワニ類では重心がどのように移動しているかを実測するために、これらの動物種での計測が必要である。また、胸郭を膨縮する肋骨運動が哺乳類、主竜類、有鱗類で異なっている可能性が明らかになり、呼吸運動と重心の位置関係の進化的変遷は予想をはるかに超えて複雑な可能性がでてきた。今後は肋骨の運動方向や胸郭の拡大率、椎骨の可動域、内臓と胸郭の位置関係について定量解析を進めることで、呼吸運動と重心移動の関係について迫れるであろう。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 上田裕尋
2. 発表標題 鳥類の機能形態学的推定に対する生体を用いた検証実験の予察的報告
3. 学会等名 日本古生物学会第173回例会
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
---------	---------