

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 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：2013～2015

課題番号：25870305

研究課題名(和文)四肢動物の肩帯の運動機能適応の進化

研究課題名(英文) Evolution of the locomotor abilities of the tetrapod forelimb and thoracic skeletons

研究代表者

藤原 慎一 (Fujiwara, Shin-ichi)

名古屋大学・博物館・助教

研究者番号：30571236

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：四肢動物は前肢の運動機能の多様化とともに生息域を多様化させてきた。特に、クジラやカイギュウなど、陸生から完全水生への二次的な移行は特に大きなイベントとして知られている。しかし、彼らがどの進化段階で完全水生適応を果たしたかについては判別基準がなかった。前肢を用いた陸上での体重支持には、肋骨の強度が要求される。多様な現生種を用いた解析の結果、肋骨の強度が、四肢動物の陸生と完全水生の運動機能の判別に有効な指標であることが示された。本指標から、絶滅四肢動物の運動機能がより確からしく復元できると期待される。

研究成果の概要(英文)：The habitat shifts from terrestrial to aquatic have been occurred in several lineages of tetrapods, accompanied by the shifts of the locomotor abilities of their forelimbs. However, both reliable life reconstructions of each extinct taxon and the timing of those shifts in locomotor strategies are yet to be understood. In this study, the thoracic strengths were estimated for various tetrapod taxa, including terrestrial and aquatic species. The analyses revealed that the thoracic strengths of the terrestrial and aquatic taxa were high and low, respectively. Therefore, the thoracic strength can be used as one of the useful tool to reliably reconstruct the locomotor abilities in the extinct tetrapod taxa.

研究分野：機能形態学

キーワード：胸郭 水生適応 陸生適応 前肢の運動機能

1. 研究開始当初の背景

四肢動物は前肢の姿勢や運動機能を多様化させることで、様々な生息域へと進出していった系統である。彼らが進化の過程でどのように姿勢や運動機能を多様化させていったかを正しく理解するためには、絶滅種の姿勢や運動機能を正しく復元できなければならない。しかし、骨格形態と姿勢や運動機能の関係の理解が進んでいないため、絶滅種の復元は困難であった。

前肢の姿勢の復元では、特に(1)前肢の姿勢を復元する際の、胴体に対する肩甲骨の位置をいかに復元するかが大きな課題として残されている。それは、胴体と肩甲骨が関節をもたないため、骨格からは互いの位置関係が分からないためである。

また、四肢動物が進化の段階で前肢の体重支持機能を失ったイベントとして、(2)クジラやカイギュウなど陸生の四足歩行性の祖先をもつ系統が、二次的に完全水生適応を果たした進化、そして(3)同じく四足歩行性の祖先をもつ獣脚類恐竜が完全二足歩行性へと移行した進化が挙げられる。しかし、いずれの場合においても、彼らがいつどの進化段階で陸上での四足歩行機能を失ったのかについては不明瞭であった。

2. 研究の目的

四肢動物の胸郭骨格は、陸上で四足歩行姿勢をとったときに、鉛直方向に荷重がかかる。そのため、陸生四足歩行動物の胸郭には高い強度が要求される。本研究は、胸郭骨格が陸上での体重支持に重要な役割を果たすことに着目し、以下の一連の研究を行った。

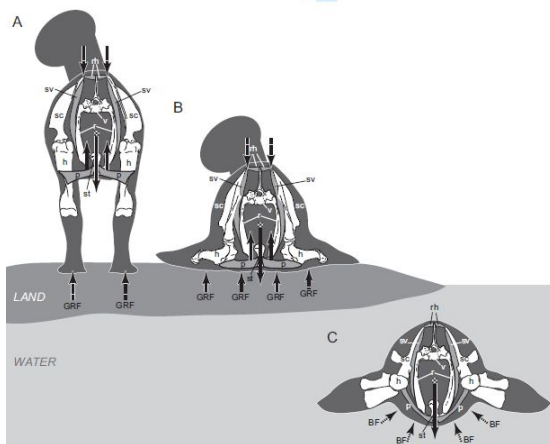


図1. 生息場の違いによって胸郭が受ける荷重の違い:(A)陸生と(B)半水生の種の胸郭は鉛直方向の荷重を受けるが、(C)完全水生の種の胸郭は鉛直方向の荷重を受けない。

(1) 肩甲骨の位置復元

胸郭の強度や安定性から、胴体と肩甲骨の位置関係を探ること: 胴体は肩甲骨から筋肉で吊り下げられている。そのため、筋肉が付着する箇所は体重を支えられるだけの高い強度を備えていること、そして、胴体がぶれないように安定して吊り下げられるよう

な、胴体と肩甲骨の位置関係が予想される。

(2) 陸生 完全水生適応の判別法

胸郭の強度を指標として、陸上歩行が可能な種と、陸上歩行ができずに完全水生へと移行した種の判別基準を探ること: 陸生四足歩行の種や半水生の種は、陸上での体重支持を行うため、胸郭は鉛直方向の荷重にさらされることから、胸郭に高い強度が要求される。一方で、完全水生の種では、胸郭が鉛直方向の荷重を受けないため、高い強度が要求されないことが予想される(図1)。

(3) 完全二足歩行適応と不完全二足歩行適応の判別法

獣脚類恐竜の *Tyrannosaurus* を例に、胸郭強度を指標として、前肢での体重支持機能の有無を探ること: 前肢での体重支持機能を保持する不完全二足歩行性や四足歩行性の種では、胸郭が鉛直方向の圧縮に対して高い強度を備えていることが予想される。一方、完全二足歩行性へと移行した種の場合、胸郭には体重を支持するだけの強度が必ずしもあるわけではないことが予想される。

3. 研究の方法

(1) 肩甲骨の位置復元

現生四肢動物のうち、ネコ、ラット、カメレオンを CT 撮像して胸郭骨格の三次元形状を取得した。得られた胸郭の三次元形状に対して応力解析を行い、肩甲骨から伸びる体重支持のための筋肉が付着するのに適した部位を探った。また、三次元筋骨格モデルを構築し、肩甲骨から胸郭へと伸びる筋肉が胴体を安定的に保持できるような、肩甲骨と胸郭の最適な位置関係を見積もった。そして、それが実際の肩甲骨の位置と対応するかを調べ、肩甲骨の位置の復元基準となりうるかを議論した。

(2) 陸生 完全水生適応の判別法

現生の哺乳類の中から陸生種と完全水生種を含む系統として、鯨偶蹄類(ウシやクジラを含む系統)、近蹄類(ゾウやカイギュウを含む系統)、食肉類(ネコやアザラシを含む系統)を選び、胸郭の形態を撮影・計測した(図2)。胸郭骨格の中で、肋骨の広がり方や断面形状から、それぞれの肋骨の破壊荷重を見積もり、それを積算することで胸郭の強度と定義した。この胸郭強度を種間で比較し、陸生四足歩行、半水生、完全水生の種で胸郭強度に差が出るかを検証した。そして、胸郭強度を指標として、陸生から水生への移行段階とされている一部の絶滅種(四肢を全て備えたクジラの祖先種である *Ambulocetus* や、ゾウやカイギュウに近縁な *Paleoparadoxia* や *Desmostylus* など)の古生態復元を行った。

(3) 完全二足歩行適応と不完全二足歩行適応の判別法

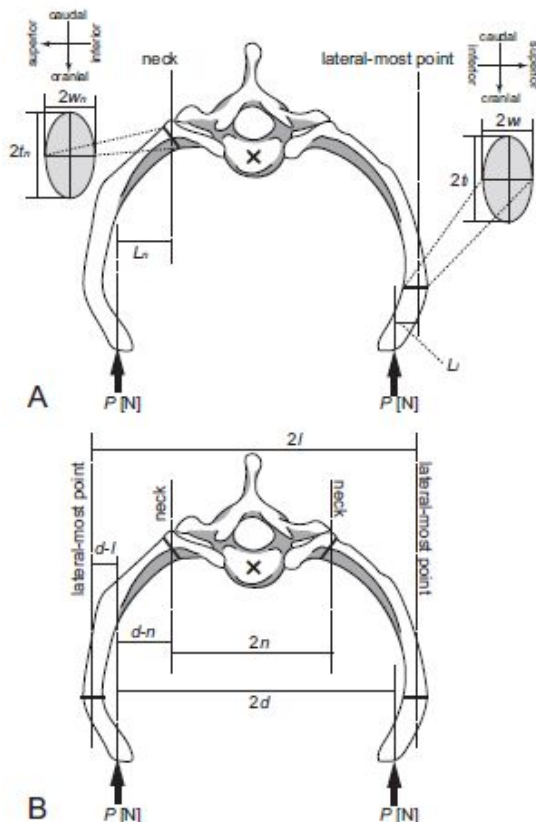


図 2. 肋骨の広がりや断面形状から、鉛直方向の破壊荷重を見積もる。

現生の完全二足歩行性動物の鳥類、四足歩行性の哺乳類の胸郭骨格について、CT 撮像によって三次元形状を取得した。これらの形状について応力解析を行い、胸郭の鉛直方向の破壊荷重を見積もった。そして、姿勢の違いが胸郭強度に反映されているかを議論した。さらに、前肢を体重支持に用いたとする復元仮説が提唱されている獣脚類恐竜 *Tyrannosaurus* の胸郭をレーザーキャンし、その形状について応力解析を行い、前肢での体重支持機能の有無を議論した。

4. 研究成果

(1) 肩甲骨の位置復元

現生四肢動物の肩甲骨は胴体に対して、胸郭の強度、および、体重支持の際にバランスを維持できる位置に置かれていることが示された。本成果から得られた指標により、絶滅動物の肩甲骨の位置について、初めて明確な根拠をもたらしことができると期待される。本成果は現在、投稿に向けて成果をまとめているところである。

(2) 陸生 完全水生適応の判別法

現生種の胸郭強度の解析から、相対的に陸生種は高い強度を、完全水生種は低い強度をそれぞれ持っていることが示された(図 3)。本成果から、陸生から完全水生へと生息場を移行しつつあるとされる絶滅種のより確からしい復元を行うことができるようになる

と期待される。

また、本指標に基づいて絶滅種の古生態を見積もったところ、初期クジラ類の *Ambulocetus* やゾウに近縁な *Paleoparadoxia* は、現生の完全水生の種と同様、鉛直方向荷重に対して相対的に弱い胸郭をもっていた。このことから、彼らは四肢を残してはいたものの、陸上での運動機能がほとんど持っていなかったことが本成果から示唆された(図 3)。本成果は *Journal of Anatomy* 誌に受理された。

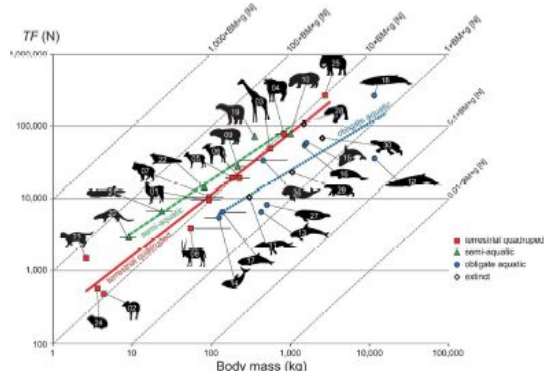


図 3. 様々な四肢動物の体重(横軸)と胸郭の破壊強度(縦軸)の関係。陸生種(赤線)や半水生種(緑線)は相対的に高い強度を持つのに対し、完全水生種(青線)は低い強度を示した。

(3) 完全二足歩行適応と不完全二足歩行適応の判別法

現生種の胸郭強度の解析から、四足歩行性の種は、体重の 10 倍を支持できるほどの高い強度を、二足歩行性の種は体重に対して相対的に低い強度をそれぞれ持つことが示された。絶滅種の *Tyrannosaurus* では、胸郭が体重を支えられるだけの強度を持っておらず、前肢での体重支持を行うことが難しかったと考えられる。本成果はデータを追加した上で投稿することを検討している。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 1 件)

Ando K, Fujiwara S. (in press) Farewell to life on land—thoracic strength as a new indicator to determine paleoecology in secondary aquatic mammals. *Journal of Anatomy*.

[学会発表](計 5 件)

Fujiwara S. (2016/07) Estimating scapular position in extant quadrupedal tetrapods by using two different approaches: implications to forelimb posture reconstruction in extinct taxa. International Congress of Vertebrate

Morphology 11 (Washington D.C., U.S.).

Ando K, Fujiwara S. (2016/07) Thoracic strengths as a new indicator of life reconstruction in extinct secondary aquatic mammals. International Congress of Vertebrate Morphology 11 (Washington D. C., U.S.)

藤原慎一 (2016/01) 力学的指標の抱き合わせによる四肢動物の姿勢・運動機能の復元法．日本古生物学会（京都府京都市、京都大学）．

藤原慎一・安藤瑚奈美・真鍋真 (2015/06) *Tyrannosaurus* の前肢は体重を支えるのにどこまで役立たず？ 日本古生物学会（茨城県つくば市、産業技術総合研究所）．

安藤瑚奈美・藤原慎一 (2015/06) 水生哺乳類における胸郭の二次的水生形態への変移．日本古生物学会（愛知県豊橋市、豊橋市自然史博物館）．

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計0件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

藤原 慎一 (FUJIWARA, Shin-ichi)

名古屋大学・博物館・助教

研究者番号：30571236

(2) 研究分担者

()

研究者番号：

(3) 連携研究者

()

研究者番号：