

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 4 年 6 月 20 日現在

機関番号：82709

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2021

課題番号：17K05698

研究課題名(和文) 後頭部の形態から読み解く四肢動物の首の運動機能の進化

研究課題名(英文) Evolution of neck motion system in tetrapods, revealing from the morphology of occipital condyles

研究代表者

松本 涼子 (Matsumoto, Ryoko)

神奈川県立生命の星・地球博物館・企画情報部・学芸員

研究者番号：00710138

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：四肢動物の頭部と首の接合部である後頭部の関節は、1点関節(爬虫類、鳥類)と、2点関節(平滑両生類、哺乳類)に大きく分けられる。これら関節タイプの違いは、「後頭部」と「首」の回転軸の位置や、向きの違いを反映していると予想されるため、本研究では、両関節タイプにおける可動範囲の特性を検証した。

解析の結果、2点関節では上下方向に卓越し、1点関節では上下方向とひねりが卓越する。両関節タイプ共に、左右方向の運動は制限されている点で共通する。特に1点関節については、関節がボールとソケットになっているため3軸回転が予想されたが、実際には2軸回転に限定されていることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、初期の四肢動物から有羊膜類における首の進化について、機能に裏付けられた議論を可能にした点に意義がある。後頭部の機能的特性を解剖・形態・実験・理論から明らかにした本研究は、機能形態学の新たな領域を開拓し、今後多くの研究に引用され波及効果が大きい。将来の研究課題として、初期の哺乳類における頭部の運動様式と首の進化を見据えている。

本研究は、動物の骨格の違いがどのような機能的な違いに反映されているのかという、素朴な疑問に理論と検証に裏付けられた1つの答えを提供することを可能にした。この様な基礎研究の累積が、多くの人に関心を寄せる古生物の復元をより確からしいものにする。

研究成果の概要(英文)：There are two types of joint in the connection between the skull and neck in tetrapods: mono-articular joint (e.g. reptiles, birds); bi-articular joint (e.g. lissamphibians, mammals). As these differences in joint type are expected to reflect differences in the position and orientation of the range of flexibility in both joint types.

The results of this study showed that the bi-articular joint type indicates greater flexibility in the dorsoventral direction, while the mono-articular joint type indicates in the torsion and dorsoventral flexibility. Both joint types share similarity in the restriction of the lateral flexibility. In particular, for the mono-articular joint, it was revealed that although three-axis rotation was expected due to the joints being ball and socket, in fact the rotation was limited to two axes.

研究分野：機能形態

キーワード：四肢動物 後頭類 頸椎 可動性 機能形態

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

基盤的四肢動物の水中生活から陸上への進出は、脊椎動物の進化の大きな転換期の一つであり、呼吸、聴力、繁殖、運動、など多岐にわたるモデルチェンジが起きた (e. g. Clark, 2002)。運動様式に着目すると、魚類では、頭部から体幹を1本の軸とした連動型であり、頭部の可動性はない。ところが、四肢動物では、四肢と共に首を獲得したことで、頭部は体幹から独立して動かせるようになった。これは、四肢動物において、運動様式の多様化と、生活圏の拡大を可能にした重要な形態進化だといえる。

多くの先行研究は、初期の四肢の運動機能に着目してきた (e. g. Pierce et al. 2012)。絶滅動物の生態復元は、常に多角的視点で検証を重ねる必要があるが、「後頭部の可動性を獲得したことで、行動生態に及ぼした影響」という視点は欠如していた。

頭部の運動は頸椎や後頭部の筋の付着面、肩帯の位置など、様々な要素に影響される。中でも、後頭顆は、脊髄が通る後頭部の孔（大後頭孔）に隣接し、頸椎（首の骨）との関節面として機能する。四肢動物の後頭顆の形態は、大後頭孔の直下に丸い関節を1つ形成する1点関節と、大後頭孔の両脇に1対の関節面を形成する2点関節の、大きく2つのタイプに分かれる。

初期の四肢動物は、両タイプの間中間的な形態をしているが、平滑両生類では2点関節の後頭顆が発達し、有羊膜類の系統では、1点関節の後頭顆を獲得する。ところが、派生的な哺乳類では、1点から2点関節への移行が知られている。これら後頭顆の形態の違いは、首の回転軸の位置や向きに反映され、後頭部の可動性に影響することが予想される。これは、各系統において、頭部の可動性の進化とも連動した、重要な分岐点である可能性が高い。個々の後頭顆の機能的特性を解明し、これを系統樹で辿る事で、初期の四肢動物の首の形態進化だけでなく、行動生態も包括的に理解出来ると期待される。

2. 研究の目的

本研究は、それぞれの後頭顆の機能的な特性と、首の形態進化を明らかにすることで、初期の四肢動物の頭部の運動様式を復元する理論を構築し、派生的な有羊膜類（哺乳類など）の首の進化を解明するための基盤を築くことを目的とする。

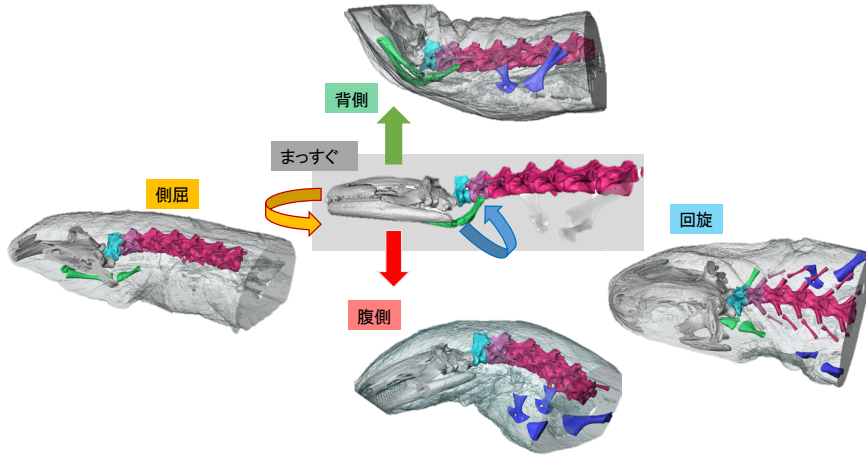
3. 研究の方法

本研究では、現生四肢動物（鳥類、爬虫類、哺乳類、平滑両生類）の遺骸 24 種を用いて、両関節タイプにおける可動範囲の特性を検証した。材料は、多様なボディプロポーションと生活様式の中から抽出した。その手順は以下の通りである。

- (1) 遺骸の頭部を異なる五つの姿勢（水平、側屈、背腹屈、回旋）に固定し、 μ CT で撮像し、Avizo 6.0 を用いて立体構築を行う（図1）
- (2) 各姿勢の頭骨の位置を合わせる (Voxelcon)
- (3) それぞれの姿勢について、後頭顆に対する頸椎の可動範囲をオイラー角で求め、シュミットネット表示し、運動方向を確認する（図2）
- (4) CT 撮像に用いた遺骸を解剖し、首の筋の配置を確認することで、可動性の制限要因を調べる。

手法

検体の頭部を5つの異なる姿勢でμCT撮像



オオサンショウウオ (*Andrias japonicus*)

図1 オオサンショウウオを例としたCT撮像の姿勢

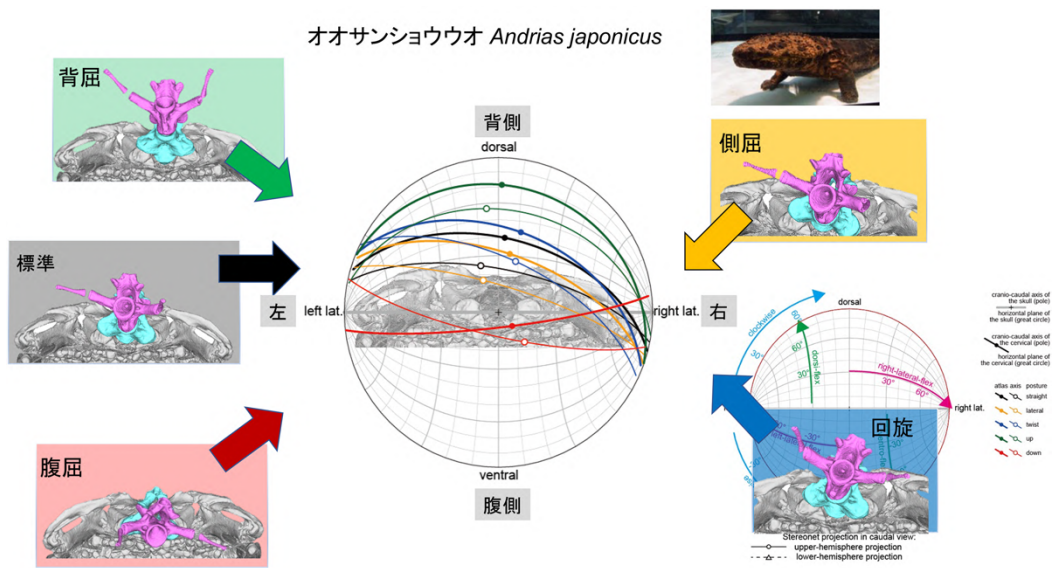


図2 オオサンショウウオを例としたシュミットネット表示

4. 研究成果

CT 撮像を行った現生四肢動物（平滑両生類、爬虫類、鳥類、哺乳類）の遺骸 24 種について、後頭顆に対する、第 1・第 2 椎骨のオイラー角を求め、最大可動域を調べた。その結果、2 点関節（平滑両生類、哺乳類）は背腹屈が卓越し、1 点関節（爬虫類、鳥類）では背腹屈に加えて回旋が卓越することが明らかになった。両関節タイプとも、側屈が制限されている点で共通する。1 点関節については、関節の形態が球状であることから、3 軸回転を予想していたが、実際には 2 軸回転に限定されていた。それぞれの首関節の可動性を制限している要因は、関節面の曲率や頸椎の形態など複数挙げられるが、中でも重要なのが、首の筋の配置である。首の回転中心（後頭顆）から首の筋の付着点までの距離が遠いほど筋肉のテコが大きくなり、関節の可動性を抑制する。解剖の結果、2 点関節である哺乳類は、爬虫類と比べ回転中心から離れたところに筋が配置されていることが確認された。ひねりが制限されているのは、これが一つの要因であると考えられる。以上の結果、頭部の運動方向が同じであっても、分類群によってその運動は異なった方法が取られていることを明らかになった。

引用文献

Clarck 2002a. Ind. Uni. pp 400.

Pierce et al. 2012. Nature, 486, 523-526.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 5件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 酒井佑輔・真鍋 真・松本涼子・藪本美孝・平山 廉	4. 巻 19
2. 論文標題 福井県大野市九頭龍地域の下部白亜系手取層群伊月層より産出する脊椎動物化石.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 福井県立恐竜博物館紀要	6. 最初と最後の頁 105-112
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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 Dong, Liping ; Matsumoto, Ryoko ; Kusuhashi, Nao ; Wang, Yuanqing ; Wang, Yuan ; Evans, Susan E.	4. 巻 -
2. 論文標題 A new choristodere (Reptilia: Choristodera) from an Aptian-Albian coal deposit in China.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Systematic Palaeontology	6. 最初と最後の頁 1-20
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/14772019.2020.1749147	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 該当する

1. 著者名 松本涼子・諏訪部 晶・苅部治紀	4. 巻 49
2. 論文標題 神奈川県厚木市中荻野地区で捕獲されたアフリカツメガエルとウシガエルの胃内容物について	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学)	6. 最初と最後の頁 85-99
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Matsumoto, R., Tsogtbaatar, K., Ishigaki, S., Tsogtbaatar, C., Enkhtaivan, A., & Evans, S.E.	4. 巻 64
2. 論文標題 Revealing body proportions of the enigmatic choristodere Khurendukhosaurus from Mongolia.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Acta Palaeontologica Polonica	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.4202/app.00561.2018	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsumoto, R., Dong, L., Wang, Y., & Evans, SE.	4. 巻 0
2. 論文標題 The first record of a nearly complete choristodere (Reptilia: Diapsida) from the Upper Jurassic of Hebei Province, People's Republic of China.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Systematic Palaeontology	6. 最初と最後の頁 1-18
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/14772019.2018.1494220	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Matsumoto Ryoko, Evans Susan E.	4. 巻 13
2. 論文標題 The first record of albanerpetontid amphibians (Amphibia: Albanerpetontidae) from East Asia	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 0189767 ~ 0189767
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0189767	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計13件 (うち招待講演 3件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 多田誠之郎・松本涼子・花井智也・岩見恭子・富田直樹・對比地孝巨
2. 発表標題 鼻腔構造にもとづく非鳥類恐竜類の代謝状態の解明
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 酒井佑輔・真鍋真・松本涼子・藪本美孝・平山廉
2. 発表標題 福井県大野市九頭竜地域の下部白亜系手取層群伊月層より産出する脊椎動物化石
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tada, S., Matsumoto, R., Hanai, T., Iwami, Y., Tomita, N., Tsuihiji
2. 発表標題 Evaluation of endothermy based on nasal structures in extant Amniota
3. 学会等名 第20回東京大学生命科学シンポジウム (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ryoko Matsumoto, Sin-ichi Fujiwara, and Susan E. Evans
2. 発表標題 Feeding behavior and the neck mobility in the long-snouted Choristodera <i>Champsosaurus</i> (Reptilia: Diapsida) vs <i>Crocodylia Gavialis</i> .
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 松本涼子・藤原慎一
2. 発表標題 四肢動物における後頭顆の形態と可動性の進化について
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 水上綾乃・松本涼子・和仁良二
2. 発表標題 石川県白山市の下部白亜系手取層群桑島層より産出したカエル類の化石について.
3. 学会等名 日本古生物学会第168回例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Matsumoto, R., L. Dong, Y. Wang, & S.E. Evans
2. 発表標題 Choristoderan evolution and distribution.
3. 学会等名 13th Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Bonn, Germany. (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Evans, S.E., & R. Matsumoto
2. 発表標題 The history of albanerpetontid amphibians in Asia.
3. 学会等名 13th Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Bonn, Germany (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松本涼子, Dong Liping, Wang Yuan, Susan E. Evans
2. 発表標題 中国河北省の後期ジュラ紀の地層から発見されたほぼ完全なコリストデラ類について
3. 学会等名 日本古生物学会第167回例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 松本涼子
2. 発表標題 コリストデラ類とローラシア大陸の淡水動物相.
3. 学会等名 化石研究会総会シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 松本涼子
2. 発表標題 久慈のコリストデラ類の重要性
3. 学会等名 化石研究会公開シンポジウム (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Evans, S. & Matsumoto, R.
2. 発表標題 An enigmatic amphibian from the Early Cretaceous of Japan.
3. 学会等名 Palaeontological Association, 61st Annual Meeting. (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 松本涼子
2. 発表標題 「関節の科学」 CTから読み解く四肢動物の首の関節運動
3. 学会等名 日本古生物学会 (招待講演)
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>Evans Lab https://www.ucl.ac.uk/biosciences/departments/cdb/people/susan-evans/lab The Evans Lab https://www.ucl.ac.uk/biosciences/departments/cdb/people/susan-evans/lab</p>

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
研究 分 担 者	藤原 慎一 (Fujiwara Shinichi) (30571236)	名古屋大学・博物館・講師 (13901)	

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		
United Kingdom	University College London	Cell and Developmental Biology	