

令和 6 年 6 月 18 日現在

機関番号：82709

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化(A））

研究期間：2019～2023

課題番号：18KK0393

研究課題名（和文）絶滅四肢動物から解き明かす現生両生類の首の進化

研究課題名（英文）Understanding of neck evolution through extinct tetrapods to living amphibians

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・学芸部・主任学芸員

研究者番号：00710138

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 8,300,000円

渡航期間： 11ヶ月

研究成果の概要（和文）：現生両生類の姉妹群とされる絶滅両生類のアルバノペトン類について、現生両生類の筋骨格情報をもとに、以下の手法を組み合わせることで首の可動域を求めた：1）筋の復元；2）骨格の形態解析；3）3D首関節モデルの構築。その結果、アルバノペトン類は、第1椎骨と後頭部の間は背屈、第2椎骨と第1椎骨間は側屈に適応していることが明らかになった。これは現生両生類と大きく異なっており、捕食様式の特殊性を示唆する。さらに3D首関節モデルを構築し首の動きをシミュレートしたところ、伸長した舌骨が首の可動域の制限要因となる可能性が明らかになった。今後、顎や舌骨の筋復元も行い、総合的に首の可動域を検証する必要がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

両生類の首の動きのメカニズムは、他の四肢動物に比べて理解があまり進んでいない領域である。本研究は、最新の手法を組み合わせることで両生類の首の形態と運動機能の進化の解明に挑む点に新規性があり、機能形態学・古生物学の新領域を開拓した。本研究の手法は標本主体であることから、多様な分類群に適用でき、標本活用の幅を広げ、日本の博物館全体の標本利用が活性化につながると考えられる。また、共同研究を通じて海外の研究機関との結びつきを得たことで、博物館に集う次世代を国際的研究へと導く身近な窓口となると期待される。また、本研究成果の一部は、所属機関の2024年度開催予定の特別展で紹介する予定である。

研究成果の概要（英文）：This study was an exploration of the range of neck mobility in the extinct amphibian Albanerpetontidae. The research employed 3 approaches: 1) reconstruction of neck muscles; 2) geometric morphometric analysis; 3) construction of a 3D skeletal model. The results of the study suggest that the joint between the 1st vert. and occipital condyle is primarily adapted to allow dorsoventral flexion. However, while modern amphibians have restricted lateral flexion in the neck, the joint between the 2nd-1st vert. in albanerpetontids permits limited lateral flexion. These specialized movements at each joint are probably an adaptation to their unique feeding behaviour. This is corroborated by the results from the morphometric analysis. Moreover, developing a 3D skeletal model in revealed that elongated hyoid bone may have restricted flexibility of the neck joint. Thus, further studies to analyse jaws and hyoid apparatus will be needed to verify the range of neck mobility in a comprehensive manner.

研究分野：比較解剖学

キーワード：両生類 アルバノペトン類 機能形態 首 後頭部 可動性 捕食様式

## 様式 F - 19 - 2

### 1. 研究開始当初の背景

基課題では、四肢動物の首について進化の枠組みを理解し、現生両生類における陸生と水生の生活様式の違いと、首の運動様式との関係を解明することに挑んでいた。しかし、この計画の弱点は、初期の四肢動物と現生両生類を直接的に結びつける化石標本の欠落と、国内で得られる現生種の多様性の限界にあった。前者の課題について、絶滅両生類のアルバノペトン類が現生両生類の姉妹群であるため、最適な研究題材として挙げられるが、この分類群は世界的にも標本が少なく、基課題の申請当初、保存状態のよい化石が見つかっていなかった。2018年、申請者はロンドン大学エバンス教授との共同研究で、これまで謎だった後頭部が立体的に保存されたアジア最古のアルバノペトン類の標本を日本より発見・報告した。この発見が、現生両生類の進化の道筋を埋める一助となり、ロンドン自然史博物館の両生類標本も解析に加えることで、多様な現生種を基課題に追加できると期待された。本研究は、現生両生類の起源に着目し、特に重要な分類群である絶滅両生類のアルバノペトン類の筋肉を復元した上で、三次元筋骨格モデルを作成し、首の可動範囲を実験的に検証するものである。現生両生類についても同様にモデルを作成し、動きの制限要素を明らかにする世界的にも初の試みである。

### 2. 研究の目的

現生両生類につながる系統であるアルバノペトン類において、後頭部の形態と首の動かしかつ関係性を明らかにし、後頭部形態が両生類の生態の多様化にどのように貢献してきたかを解明する。

### 3. 研究の方法

(1) 頭部や首の筋骨格の3D形状の取得：絶滅両生類アルバノペトン類、および現生両生類を $\mu$ CTで撮像し、3D形状を取得。現生両生類については、ヨウ素染色した液浸標本をCT撮像することで軟組織を可視化し、現生両生類のように解剖が困難な小型種の筋をデジタル解剖することで、後頭部の筋の配列を取得する。

(2) 形態解析：基課題では、両生類の後頭部と第1頸椎の3D形態情報を収集し、形態解析によって骨格形態の多様性を把握し、各運動様式との対応関係を探っていた。本研究では、これにアルバノペトン類を加え、その形態の特異性を検証する。

(3) 3D骨格関節モデルの作成：(1)で取得したアルバノペトン類の頭部と首の3D骨格形状を3Dプリントし、骨格のみで予想される後頭部関節の可動範囲を調べ、CTデータを用いて首の関節の動作モデルを構築する。

### 4. 研究成果

アルバノペトン類は現生両生類と近縁でありながら、現生・絶滅両生類のように頸椎1つで構成される首関節(第1椎骨と後頭部)ではなく、羊膜類(爬虫類、鳥類、哺乳類を含むグループ)のように椎骨2つで構成される後頭部の関節をもつ点で、両生類として非常に特異的である。本研究では以下の手法を新たに習得し、アルバノペトン類の首の可動域を求めた：1)筋のヨウ素染色法；2)3Dモルフォメトリックス；3)3D骨格関節モデルの構築。しかし、現生両生類においても、首の機能についてはほとんど先行研究がなく、両生類に共通する筋骨格の特徴を確認するため、現生両生類(カエル、サンショウウオ、アシナシイモリ)の後頭部の関節構造と筋の比較も研究対象となった。基課題を含むこれまでの研究成果から、すべての両生類において、第1椎骨と後頭部の関節は、主に背側と腹側屈に適しており、回旋は非常に限られていることが示唆された。さらに、現生両生類だけでなく羊膜類に共通して第1椎骨と後頭部の間では側屈が非常

に制限されていることが明らかになった。しかし、興味深い事にアルバノペトン類では第2と第1椎骨の間に特殊な関節を構成しており、この関節が側屈に特化している。これら他の両生類と大きく異なる各関節の運動様式は、特殊な捕食様式(舌を獲物に向けて突出させるシューティング摂食)への適応であると考えられる。このことは、アルバノペトン類の椎骨と後頭部の形態が現生の両生類とは大きく異なっていることを示した3Dモルフォメトリックスの解析結果によって裏付けられた。しかし同時に、現生種でも生息環境によって頸椎や後頭部の形態に多様性がある事も明らかになった。これについては、さらなる解析を進める予定である。

アルバノペトン類の化石標本のCTデータを基に、頭部と第1、第2椎骨の関節について3D骨格モデルを構築したところ、舌骨が細長く胸帯近くまで伸長していることから、後頭部と首関節の可動性が制限される可能性が明らかになった。以上の結果から、頸部の可動域を包括的に検証するため、今後、顎関節と舌骨の筋骨格を復元し、これらを解析に加えて首の可動範囲を総括的に検証する必要がある。これと並行して、初期の四肢動物から現生両生類の系統に沿って、首の構造と機能の進化をより包括的に調査することが必要不可欠であることは明らかである。これについては、滞在期間中にロンドン自然史博物館とケンブリッジ大学のコレクションを利用し、CT撮像による3Dデータ及び計測データの収集を行うことができた。基課題を含む研究成果の一部は、2024年2月にロンドン大学で開催された the annual meeting of the Centre of Integrative Anatomy にて発表したことで、多くの研究者の興味関心を得ることに成功した。特に基課題については、分類群や手法の幅を広げ、UCL及びロンドン自然史博物館の研究員数名との共同研究として発展させる予定であり、帰国後も定期的にZoomミーティングを続け、今後の共同研究の準備を進めている。滞在期間中、陸生のアルバノペトン類と比較するため、同様の手法を用いて水生のオオサンショウウオの捕食様式と首と顎の筋骨格に関する研究を行い、成果の一部は2024年1月Journal of Anatomyに掲載された。この論文の反響は大きく、特にアメリカ及びスペインの研究者とは、現生両生類の組織学、吸引摂食の工学モデル構築に関する共同研究を行うことになった。スペインの研究者については、2024年10月～2025年1月まで日本に滞在して共同でデータ収集を行う予定である。本研究の主要な成果については、今後2～3編の論文を発表する予定であり、現在投稿準備を進めている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Matsumoto Ryoko, Fujiwara Shin ichi, Evans Susan E.	4. 巻 -
2. 論文標題 The anatomy and feeding mechanism of the Japanese giant salamander (<i>Andrias japonicus</i>)	5. 発行年 2024年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/joa.14004	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 Ryoko Matsumoto, Shin-ichi Fujiwara, Susan E. Evans	4. 巻 240
2. 論文標題 Feeding behaviour and functional morphology of the neck in the long-snouted aquatic fossil reptile Champsosaurus (Reptilia: Diapsida) in comparison with the modern crocodylian Gavialis gangeticus	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 893-913
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/joa.13600	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

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 1件／うち国際学会 1件）

1. 発表者名 松本涼子
2. 発表標題 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

1. 発表者名 Ryoko Matsumoto
2. 発表標題 Evolution of neck joints in tetrapods
3. 学会等名 UCL Centre of Integrative Anatomy 4th Annual Meeting（国際学会）
4. 発表年 2024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

〔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
エバンス スーザン  (Evans Susan)	ロンドン大学・Cell and Developmental Biology・Professor	
ポロー ローラ  (Porro Laura)	ロンドン大学・Cell and Developmental Biology・Associate Professor	

## 6. 研究組織 (つづき)

	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
	フェリシ ライアン  (Felice Ryan)	ロンドン大学・Cell and Developmental Biology・Associate Professor	
	ジョーンズ マーク  (Jones Marc)	ロンドン自然史博物館・Palaeontology・Curator	
	モアゼン メラン  (Mehran Moazen)	ロンドン大学・Mechanical Engineering・Professor	
	ハッチンソン ジョン  (Hutchinson John)	王立獣医学大学・Comparative Biomedical Sciences・Professor	

6. 研究組織（つづき）

	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
	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			
日本	名古屋大学			
英国	Natural History Museum London	University College London		