

令和 4 年 5 月 30 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K04061

研究課題名(和文) 恐竜-鳥類移行進化における鳥類特有の前肢(翼)筋骨格系の獲得機序の解明

研究課題名(英文) Study on the evolution of the wing musculoskeletal system during the dinosaur-bird transition

研究代表者

平沢 達矢(Hirasawa, Tatsuya)

東京大学・大学院理学系研究科(理学部)・准教授

研究者番号：60585793

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)：鳥類の翼は祖先である恐竜の前肢が変化したものであるが、翼の前縁には肩から手首にかけて祖先動物にはない「前翼膜筋」という骨格筋が新たに進化している。本研究では、この前翼膜筋の獲得機序の解明を進めた。まず、ニワトリの胚発生を調べ、前翼膜筋は、肩部の筋と前腕部の筋の2つが融合することで成立した可能性が高いことを示した。また、前翼膜筋が存在すると肘関節の角度が小さく制限されたまま化石となることを突き止め、関節した状態の骨格化石を調べることで、前翼膜筋は翼が完全に進化する以前の恐竜類(マニラプトル類)ですでに獲得されていた証拠を得た。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、鳥類の翼の筋骨格系進化についての理解が大きく進展した。恐竜から鳥類への移行に関して、単なる骨の形態からの復元ではなく、関節した状態で保存された骨格化石の姿勢(関節角度)を統計学的に比較することで、通常は化石に残らない筋(前翼膜筋)の進化について証拠を得たのは本研究が初である。また、同時並行で進めた発生学研究によって、前翼膜筋がどのように進化したのか解明が進んだが、これは脊椎動物の筋骨格系の進化における制約や方向性を理解していく上で重要な手がかりになると期待される。

研究成果の概要(英文)：The avian wing evolved from the forelimb of ancestral dinosaurs, and a new skeletal muscle, or the "proptagial muscle", spanning between the shoulder and wrist along its leading edge, was acquired in the evolution of this lineage. In this study, we advanced the understanding of the evolutionary process of the proptagial muscle. First, we found that elbow joint angles preserved in fossils were limited to small values in the presence of the proptagial muscle, and based on this relationship, we analyzed the articulated fossil skeletons, eventually inferring that the proptagial muscle evolved prior to the evolutionary origin of the wing, in the non-avian dinosaurs (maniraptorans). Second, we examined the embryonic development of the chicken, and showed that the proptagial muscle was likely established through a fusion of the shoulder and forearm muscles at the evolutionary origin.

研究分野：古生物学

キーワード：進化 脊椎動物 化石 恐竜 獣脚類 中生代 進化発生学 骨格筋

1. 研究開始当初の背景

さまざまな生物進化の中でも、恐竜（非鳥類恐竜）から鳥類への進化は、化石種に見られる移行段階が特によく研究されてきた。しかし、翼の動力部分である筋骨格系がどのような移行段階を経て進化したのかについては謎が多く残されていた。特に、現生動物の中では鳥類の翼にだけ見られる前翼膜筋の進化的起源については、ほとんど理解が進んでいなかった。

現生鳥類では、翼を広げる際に手首関節も広がり、翼をたたむ際には手首関節も閉じるように、肘関節の動きと同調する手首関節が備わっている。この同調した動きは、手首の関節面の形態と指骨格の近位部に結合している2つの筋によって生み出されているが、このうち第1指側に結合する前翼膜筋は、現生動物の中では鳥類にしか見られない筋である。この前翼膜筋の近位部は主に肩部にある烏口骨と結合し、手首、肘、肩の3つの関節をまたぐという例外的な構造の筋となっている。第3指側には、他の四肢動物の前肢にもある尺側手根屈筋が結合し、翼をたたむ際に働く。また、前翼膜筋は羽ばたき飛行時の翼の打ち下ろしから打ち上げに転じる際に機能している。したがって、鳥類へ至る進化では、祖先動物にもあった尺側手根屈筋に加えて新たに前翼膜筋が獲得され、翼の開閉および飛行時の翼形態の調整が可能となったのだと考えられる。

2. 研究の目的

本研究では、現生種における前肢筋の発生の比較解析を通じて、前翼膜筋が何からどのような変化を経て獲得されたのかの解明を進め、さらに、化石標本を調査することで、前翼膜筋がどの段階で獲得されたのかを系統図上で復元した。

3. 研究の方法

発生学アプローチ

鳥類胚では翼の筋骨格系の形態形成の後期段階で肘の屈曲が進み、同時に肘とは反対側（前縁側）に膜が残され、これが前翼膜を作る。前翼膜筋はこの膜の前縁に沿うかたちで形成されるが、他の前肢筋の発生タイミングをもとにすると、その原基は肘の屈曲が起こる以前に前肢の前縁にできていると予想された。本研究では、この発生段階における前肢筋の原基および骨との結合を介する腱の原基をニワトリとアメリカアリゲーター、スッポン、マウスの間で比較し、ニワトリの前翼膜筋が他の動物のどの前肢筋に相当する原基から形成されるかを調べた。筋や腱の原基は、それぞれ *MyoD* や *Scx* といった前駆細胞に特異的に発現する遺伝子発現を解析することで (*in situ* ハイブリダイゼーション)、できるだけ早い段階から観察を行った。

古生物学アプローチ

前翼膜筋が系統図上のどの段階で獲得されたのかを明らかにするために、非鳥類恐竜（非鳥類獣脚類）から基盤的鳥類の骨格化石を調査した。前翼膜筋そのものは軟組織であるため、例外的に保存状態が良い化石にしか保存されることはない。そのため、前翼膜筋の有無を示す指標として、関節した状態で保存された化石骨格の姿勢に注目した。前翼膜筋は、肩と手首を結び、肘関節を一定の範囲内の角度に抑えるものであるため、この筋を持っていた動物の化石では、死後も肘関節の角度が比較的小さい値をとって保存されると予想された。本研究では、この予想について、クラウン群鳥類（前翼膜筋を持つグループ）の化石と非恐竜竜弓類（トカゲ、カメなど、前翼膜を持たないグループ）の化石に保存された前肢の関節角度を計測、比較することで検証を行った。さらに、前肢関節角度と前翼膜筋の有無の関係性を用いて、中生代の獣脚類系統（非鳥類獣脚類～基盤的鳥類）における前翼膜筋獲得のタイミングが復元できる可能性を模索した。

4. 研究成果

発生学アプローチ

前肢筋発生過程について、組織切片観察および *in situ* ハイブリダイゼーションによる遺伝子発現パターン解析を進めた。結果、鳥類の前翼膜筋前駆細胞は肩部と手首部の2つの集団があり、それらは前翼膜の局所的に肥厚した真皮直下に分布するようになること、前翼膜内では *Scx* を発現する細胞が観察されないことから腱前駆細胞が不在であると見られることが分かった(図1)。また、前翼膜筋前駆細胞が分布する真皮直下の結合組織には、先行研究でマウスの皮幹筋の発生に関与することが報告されているプロトカドヘリン *Fat1* の遺伝子発現が観察され、前翼膜筋は、哺乳類の皮幹筋と共通の発生機構で真皮直下に発生する可能性があること示唆された。これについて組織移植実験による検証も進めたが、期間内に結果は得られず、今後の課題として残された。

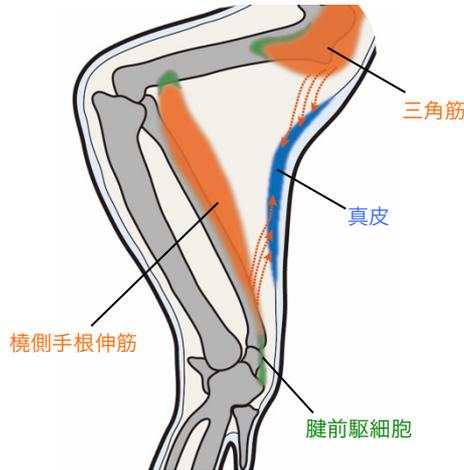


図1 前翼膜筋の発生過程。

前翼膜筋は、三角筋と前腕部伸筋の筋原基から分離した筋芽細胞が合わさり形成される「複合体」であり、それらの筋芽細胞は前肢前縁部の肥厚した真皮の下部へ移動し真皮結合性の骨格筋として発生する。

古生物学アプローチ

前翼膜筋を持つ動物では死後も肘関節が一定の範囲の角度に保たれるとの理論的予測について、統計学的に検証した。

まず、中生代および新生代の非恐竜竜弓類(トカゲ、カメ等;前翼膜筋を欠いていた動物)と新生代のクラウン群鳥類(前翼膜筋を持っていた動物)の関節状態の化石の肘関節角度を比較したところ、有意な差があり、予想通り、前翼膜筋を持つクラウン群鳥類は化石化した際に肘関節角度が小さいことが示された(図2)。

これを指標として、獣脚類の各グレード間で肘関節角度を比較するとともに、化石に保存された肘関節角度の系統図上における変化を解析したところ、前翼膜筋はマニラプトル類の共通祖先で成立していた可能性が高いことが分かった(図3)。したがって、前翼膜筋は、翼が進化するよりも前、地上性の祖先的段階の前肢ですでに備わっていたと考えられる。一方、手首関節についても同様に関節した状態の化石における関節角度を計測、統計学的に比較解析したところ、クラウン群鳥類では角度が小さいが、これは翼の獲得後、鳥類系統に入って以降に保存される関節角度が狭い範囲に入るようになったものであることが示された。このことより、地上性の獣脚類恐竜と同様に、基盤の鳥類では、橈骨と尺骨のずれによって手首関節の伸屈を自動制御するしくみが成立しておらず、手首の可動自由度は制限されていなかった可能性が高い。

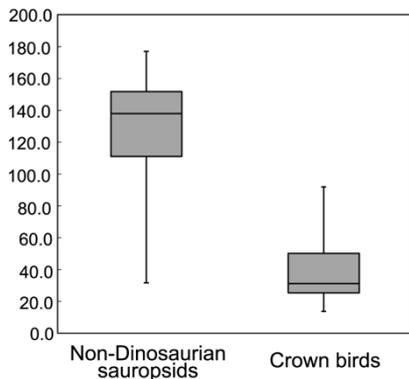


図2 非恐竜竜弓類(左)とクラウン群鳥類(右)の関節状態の化石の肘関節角度の比較。

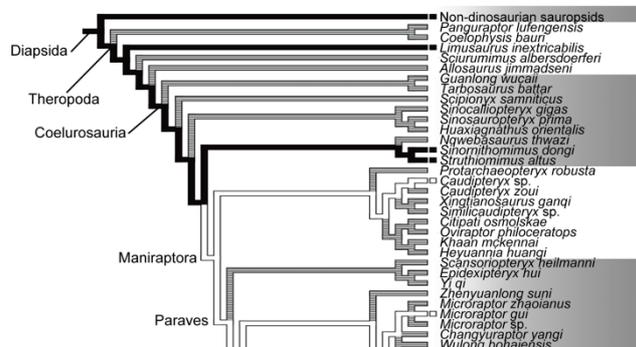


図3 化石に保存された肘関節角度をもとにした前翼膜筋の獲得タイミングの推定(系統図の一部を抜粋)。

黒印は「前翼膜を持たない」(肘関節角度が大きい)タクサを表す。マニラプトル類以降には前翼膜筋を持たないと推定される姿勢として保存されるタクサはいなくなり、前翼膜筋が獲得されたことと推定された。白印は化石に保存された軟組織として前翼膜の証拠があるタクサ。

まとめと今後の展望

本研究の結果は、前肢前縁部の真皮の胚環境の変化と関連して前翼膜筋が三角筋と前腕部伸筋から前駆細胞を取り込むことで進化した可能性があり、それは飛行の起源より前に生じたものであることを示唆している。今後、発生擾乱実験を駆使した前翼膜内において筋前駆細胞の移動が制御されるメカニズムの解明や、骨格化石の精密形態観察により、このシナリオの検証を進められるであろう。

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 3件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Hirasawa Tatsuya, Cupello Camila, Brito Paulo M., Yabumoto Yoshitaka, Isogai Sumio, Hoshino Masato, Uesugi Kentaro	4. 巻 9
2. 論文標題 Development of the Pectoral Lobed Fin in the Australian Lungfish <i>Neoceratodus forsteri</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 679633
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fevo.2021.679633	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 Higashiyama Hiroki, Koyabu Daisuke, Hirasawa Tatsuya, Werneburg Ingmar, Kuratani Shigeru, Kurihara Hiroki	4. 巻 118
2. 論文標題 Mammalian face as an evolutionary novelty	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences	6. 最初と最後の頁 e2111876118
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1073/pnas.2111876118	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 Hirasawa Tatsuya, Hu Yuzhi, Uesugi Kentaro, Hoshino Masato, Manabe Makoto, Kuratani Shigeru	4. 巻 -
2. 論文標題 Morphology of <i>Palaeospondylus</i> shows affinity to tetrapod ancestors	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Nature	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） 10.1038/s41586-022-04781-3	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4件（うち招待講演 1件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Hirasawa T, Kuratani S
2. 発表標題 Deciphering developmental constraints in limb muscles
3. 学会等名 79th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology（国際学会）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Hirasawa T
2. 発表標題 Early evolution of the vertebrate morphology: a view from evolutionary developmental biology
3. 学会等名 Symposium: The Rise of Fishes at the 2nd AsiaEvo Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 宇野友里花、平沢達矢
2. 発表標題 化石に保存された前肢骨格関節角度の比較解析から探る獣脚類系統における前翼膜の進化
3. 学会等名 日本古生物学会第171回例会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 平沢達矢
2. 発表標題 化石から探る脊椎動物の初期形態進化
3. 学会等名 第127回日本解剖学会総会・全国学術集会企画シンポジウム「異分野融合による形態進化学の新たな展開」
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Hirasawa T, Kuratani S	4. 発行年 2021年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 863-875
3. 書名 "Evolution of Skeletal Tissues" in Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide	

〔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			
オーストラリア	Australian National University			
ブラジル	Universidade do Estado do Rio de Janeiro			