

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 29 日現在

機関番号：82709

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26800269

研究課題名(和文)初期の四肢動物における頭骨形態と捕食メカニズムの適応進化

研究課題名(英文) Diversity and evolution of feeding mechanisms in early tetrapods

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・学芸員

研究者番号：00710138

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：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である。中でも補食様式の変遷は、頭骨形態の進化と密接に関わっており、どのような力学的制約のもと頭骨のモデルチェンジが起きたのか、定量的に評価する事を目的とする。1：原始的な形質とされる口蓋歯配列に着目。口蓋歯が補食で担う役割を明らかにし、この消失に伴い補食様式の変遷タイミングを予測。2：力学モデルの作成。モデル生物には、水～陸圏まで様々な捕食に適応した有尾類を使用。頭部の三次元データを獲得し、解剖・動作解析の知見をモデルに組み込み解析。本研究成果の一部はJournal of Anatomyに掲載され、力学解析は進行中。

研究成果の概要(英文)：In the evolutionary history of stem tetrapods, one of the dramatic events was the transition from water to land. This required changes to many systems including feeding behaviour, which is correlated with skull morphology. The aim of this study is to investigate the mechanical constraints which may affect skull morphology in early tetrapod, by quantitatively evaluating skull structure and function using anatomical and biomechanical approaches. Stage 1: the arrangement of the palatal dentition. The presence of the palatal dentition is considered to be the primitive condition. This new survey revealed clear trends within the evolutionary history that reflect transitions in feeding behaviour. This study provides a framework for Stage 2. The modelling work will focus on Caudata, because members employ a variety of feeding behaviours. Accurate biomechanical models are combine knowledge obtained by dissection and motion analysis. The resulting models is used in biomechanical analyses.

研究分野：古脊椎動物学

キーワード：捕食メカニズム 頭骨 四肢動物 適応 進化

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とされる (e.g. Clark, 2002)。しかし、初期の四肢動物の系統の中で、水圏から陸圏へと生活圏の移行がどの段階で起きたのかについて、脊椎動物の一大イベントでありながら、実は理解が進んでいない。過去の研究では、生活圏の移行に伴う四肢動物の運動機能という観点に集中していた。しかし、四肢動物の適応進化について理解するには、生活圏を反映する「捕食様式」の変遷を解明する必要がある。また、初期の四肢動物の捕食様式の復元は、現生動物の頭骨形態(吻部の長さ、幅など)との定性的な比較に基づく推測に留まっていた。そのため、力学的観点から定量的指標に基づく裏付けが欠如しており、初期の四肢動物の生態復元が信頼性に欠けてしまう問題がある。本研究では、各捕食様式への頭骨形態の適応を評価することで、彼らが生活圏を拡大し、適応放散を果たした要因をより深く理解出来ると考えた。水中での捕食は、口腔内の陰圧や水流の利用が可能だが、陸上では出来ない。このような環境の制約の違いが、捕食様式や頭骨デザインに大きく反映されると予想される。捕食様式を反映する形態的特徴を解明し、この形質を系統樹上で辿る事で、捕食様式の進化だけでなく、陸圏への進化がどの段階で起きたのか、これに付随するロコモーションや呼吸様式の進化の包括的な理解に発展できると期待される。

2. 研究の目的

四肢動物の生活圏の移行が、進化のどの段階で起こり、その過程でどのような力学的制約のもと頭骨のモデルチェンジが起きたのか、脊椎動物の頭骨形態の多様化について力学的側面から定量的に評価する事を目的とする。現生両生類の有尾類は、形態的に初期の四肢動物と類似しており、その古生態の復元モデルとしても用いられてきた。また、有尾類は水圏から陸圏に至る様々な環境で捕食に適応・多様化しているため、本研究の題材として最適である。この題材をもとに、以下に示す複数の手法を用いて現生両生類の頭骨形態と捕食様式の適応を解明する。

3. 研究の方法

(1) 形態学

1-1 頭骨の形態解析

各捕食様式に適した頭骨形態があると予想される。各捕食様式を行なう有尾類の頭部を集め、其々の捕食様式への適応が頭骨形態のどの部分に現れているのか、判別分析を用いて解析する。また系統による形態への影響を考慮する。

1-2 口蓋歯の進化

四肢動物の捕食様式は、頭骨に限らず歯の形態とも密接に関連している。ここでは、顎に並ぶ歯ではなく、口蓋骨格(vomer, palatine, pterygoid, ectopterygoid, parasphenoid)に生えた歯(以下口蓋歯)に着目した。口蓋歯は、有羊膜類の系統において、一般的に原始的な形質とされ、より派生的な分類群ほど、消失する傾向にある。その一方で、一部の現生種(例: ムカシトカゲ, ヘビなど)では、化石種ではあまり見られない特殊な口蓋歯の配列を持ち、その捕食様式がそれぞれ特殊化していることも知られている。この事からも、口蓋歯の配列パターンが捕食様式と密接に関わっていると考えられる。そこで、初期の四肢動物が水圏から上陸し、生活圏の移行と適応進化を進める過程で、口蓋歯の配列がどのように変わり、消失していったのかを探る事で、捕食様式の変遷への理解が進むものと期待される。本研究では、初期の四肢動物から、有羊膜類(単弓類、双弓類など)の系統に沿って多様な口蓋歯の配列に着目した。

有羊膜類の系統に沿って主要な分類群の口蓋歯の配列や予想される機能などについて文献からレビューを行う。また、実際に標本調査が必要な種については、博物館調査を行なう。

(2) 力学モデルの作成

両生類(有尾目)には大きく分けて3つの捕食様式がある: 1) 吸引(水圏); 2) 咬合(陸圏); 3) 舌によるシューティング(陸圏)。これら3つの捕食様式への力学的要求は異なると予想されるため、以下の仮説を提示した。

仮説: 現生両生類の3つの捕食様式は舌や顎関節の運動や顎にかかる外力に大きな違いがあるため、舌骨、下顎、顎関節の骨格形状、それらの力学的要求に応じた違いが反映されると期待される。

例えば吸引摂食を行なう種では、頭骨全体に掛かる陰圧に対する耐圧設計が施されているのに対して、強い咬合に対する顎の強度は要求されないと期待される。この仮説を検証するため、以下に示す3つの視点と手法から現生有尾類の頭骨形態を解析する。

2-1: 動作解析

3タイプの捕食様式では、頭骨・下顎・舌骨の動きが異なると予想されるため、動画でこれらの部位の動作を記録する。特に水中で捕食する有尾類の下顎と舌骨の運動は複雑であるため、高速カメラで撮影する(ディテクト HAS 使用)。調査対象として以下の種を用いる。

吸引摂食: オオサンショウウオ (*Andrias japonicus*), ミツユビアンビューマ (*Amphiuma tridactylum*)

咬合摂食: タイガーサラマンダー (*Ambystoma*)

tigrinum) , サンショウウオ (*Ambystoma maculatum*, *Hynobius*)など。

水生種では、飼育施設(北九州市立いのちのたび博物館)の意向に従い、ドジョウを餌とした。陸生種では、コオロギや見るワームといった昆虫を餌に用いる。

2-2 : 解剖学

解剖

各補食様式では作用する筋が異なっており、各筋の発達度合い、付着位置、走行方向に違いがあると予想される。そこで、動作解析を行なった種のうち、代表的なものについて、頭部の解剖を行い筋の走行や形状、付着部位を記録する。特に本研究の主要な題材であるオオサンショウウオについては、軟骨の立体形状を獲得するため、検体をヨウ化カリウムで染色し、 μ CT(上野国立科学博物館)で撮像する。得られたスライス画像は、立体構築ソフト(AVIZO 8.0)を用いて、立体形状を獲得した(表面形状をポリゴンデータに変換)。軟骨部を含む頭骨の三次元立体モデルを構築し、下記の力学的解析の題材とする。

2-3 : 力学的解析

各補食様式では、獲物を咬んだり、飲み込んだりする際に頭骨にかかる力の方向が異なっている。そこで、応力解析を用いて各補食様式を行なう頭骨でその強度の違いを検証する。

以上の結果を統合し、有尾類の補食様式の違いをもたらす頭骨デザインの違いを考察する。これをもとに、絶滅した初期の四肢動物の頭骨形態から、その補食様式の復元の可能性を示す。

4 . 研究成果

(1) 形態

1-1 : 頭骨の形態解析

有尾類の系統のうち、陸生種と水生種の頭骨をCT撮像し、それぞれの頭骨の形状(アウトライン)を判別分析で解析する予定であった。しかし、3Dデータの収集と立体構築に留まってしまったため、今後解析を行なう予定である。

1-2 : 四肢動物の口蓋歯の配列パターンと補食様式の進化

初期の四肢動物から、有羊膜類(単弓類+爬虫類)のうち、絶滅種及び現生種において、口蓋歯の配列パターンの変化を系統から追い、補食様式の変化を考察した。初期の四肢動物では、顎の歯と平行に四肢動物において、また、現生種の口蓋の構造と比較することでその機能について考察を行なった。口蓋歯の配列の最も大きな変化には以下のものが挙げられる。初期の四肢動物では、口蓋におおし金状の口蓋歯が広く、無秩序に分布してい

たが、平滑両生類や初期の有羊膜類になると規則的な配列に変わる点である。これは、口蓋歯が長軸方向に列をなす事で、獲物を押さえつけるだけでなく、口の奥へと獲物を送り込むレールとしての役割を獲得したと考えられる。さらに、現生の平滑両生類から、口蓋歯が相対する舌とセットになり、捕食機能を持つ事が知られている。そのため、口蓋歯の配列の変化や、口蓋歯の消失は、頭部の軟組織(特に舌)の役割にも影響した事を間接的に示す。口蓋歯の消失は各系統で独立して起きており、その消失パターンには其々異なる傾向があるものの、消失の要因には二次口蓋の発達や、頭骨や舌の可動性などが複雑に関わっているため、単一の理由で説明する事はできない。しかし、口蓋歯の配列パターンの変遷を追う事で、化石では保存されにくい口腔内の軟組織の機能や食性・補食様式の進化について新たな知見が得られると期待される。

(2) 力学モデル

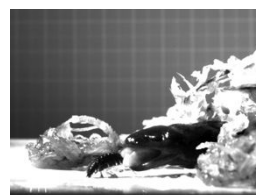
2-1 : 動作解析

高速カメラで各補食様式を撮影した結果、以下の点が明らかになった。

- ・ 吸引摂食
口を開く直前に、咽頭を背側に一度押し上げ、陰圧を高める。下顎を押し下げると共に、舌骨を後頭部より後ろまで引っ張り、口腔を膨張させる。獲物を吸引後、口から水を吐き出しながら舌骨をもとの位置に戻す。
- ・ 咬合摂食
舌骨を押し上げて獲物に向かって舌を突き出す。獲物を舌で口蓋に押しつけながら口腔に運び込む。眼窩の筋と咽頭の筋で獲物を押しつぶし、食道に獲物を送り込む。



オオサンショウウオ



スポットイドサラマンダー

吸引と咬合では、口を開いた際の舌骨の可動方向が異なっていることが明らかになった。吸引では陰圧を作るため後方に大きく可動するのに対して、咬合では前方及び背側に可動させる。これらは作用する筋に違いがある事を示し、吸引タイプでは舌骨の腹側の筋が発達しており、咬合タイプでは舌骨の背側の筋が発達していると考えられる。

オオサンショウウオは、現生有尾類の系統の

基部に位置するため、原始的な特徴を保持していると言われる事が多々ある。しかし、その吸引摂食方法には、他の有尾類にはない特殊化が認められる。多くの場合、左右の下顎は同時に下方へと開くが、オオサンショウウオは左右の下顎の結合部に可動性があり、左右どちらか一方の下顎のみを開く事が出来る。この構造そのものは、先攻研究によって知られていた。しかし、捕食の際に獲物と一緒に口腔に入った水を吐き出す際にも下顎を非対称に動かしている事が本研究から初めて明らかになった。また、画像解析した結果、下顎は、約 25 度アシンメトリー可動している。この動きに伴い、舌骨を補強する軟骨も非対称に可動していると考えられる。

得られた動画から、顎の開閉角度及びそのタイミングを定量的に検証するため、今後の課題として二次元動画運動解析ソフト(フォトロン PFA など)の適用が有効であると考えられる。これらのデータを今後活用しさらに発展出来るものと期待される。

2-2 : 解剖学

動作解析の結果を受けて、主要な有尾類の頭部の解剖を行なった。その結果、以下の事項が明らかになった。

咽頭を構成する主要な筋の起点と終点は、軟骨である。下顎に付着する筋のうち、下顎の可動に関わる主な筋は限られており (m. geniogyoides, m. geniohyoideus, m. geniohyoideus, m. geniohyoideus) その付着部位(左右の下顎の結合部の腹側面)には突起が発達している。この痕跡は、成長段階の異なる 6 個体のオオサンショウウオの骨格(全長 0.4~0.8 m)で確認できることから、成長段階の差に大きく左右されない特徴と考えられる。

陸での捕食を主とする種では、舌を構成する筋(m. geniohyoideus)が発達している。吸引摂食する種ではこの筋が縮小しているが、その分、下顎を後方へ引く筋(m. geniogyoides)が発達している。しかし、下顎における両筋肉の付着部位はほぼ同じであることから、絶滅種における咽頭の筋の復元が困難である。そこで、補食様式の復元には筋の付着位置以外の指標が必要となる(今後の課題参照)。

オオサンショウウオの下顎がアシンメトリーに動く仕組みについて、先攻研究により下顎の結合部にクロス状に発達した繊維がバネとなって可動性を生み出していることが知られていた(Elwood and Cundall, 1994)。これに加えて動作解析より明らかになった咽頭部のアシンメトリー運動を解剖によって調べたところ、舌の中央に位置する左右一対の軟骨(basibranchial と ceratobranchial I)が、ソケットとボール

状の関節を形成することで可動性を生じる事を明らかにした。このような可動性は、他の水生有尾類には見られなかった事から、オオサンショウウオ特有の形質と考えられる。

2-3 : 力学解析

吸引及び咬合摂食のモデルとして以下の種を選択した。

吸引 : オオサンショウウオ (*Andrias japonicus*)

咬合 : タイガーサラマンダー (*Ambystoma tigrinum*)

これらの種について、頭骨の CT 画像を立体構築し、解剖で得られた筋の付着位置を応力が集中する位置として力学解析の条件設定に組み込み、解析する予定であった。しかし、軟骨の撮像に難航したこと、軟組織の立体構築に予想以上に時間を費やすことになり、期間内に解析結果を得るまでには至らなかった。また、解剖の結果から手法を変更する必要性があると考えられる(今後の課題参照)。

今後の課題

当初、補食様式の違いは、下顎の筋の付着部位に顕著に現れるものと予想していた。しかし解剖の結果、咬合摂食と吸引摂食では、作用する筋の違いがあるものの、下顎におけるこれらの筋の付着位置はほぼ同じであり(下顎前端の内側又は腹側)多くの主要な筋は軟骨に付着していることが明らかになった。そのため、筋の付着部位の違いをモデルに反映させて力学解析するには、予定していた解析ソフト(VOXELCON)では不十分であり、より精密な筋骨格モデルを作成できる、マルチボディダイナミクスというソフトが必要である。これを用いた解析は、手法を熟知しているロンドン大学(メラン・モアゼン博士)やハール大学(マイケル・ファーガン博士)らの協力が必要であり、今後共同研究に発展させる予定である。

取得済みのデータ及び解析ソフトで効果的な手法として、下顎の断面係数の比較が考えられる。それぞれの補食様式で、筋の付着位置が下顎において、背側と腹側に分かれている事から、吸引タイプでは、腹側に厚い下顎を持っており、下方への曲げに強い構造をもっている可能性がある。また、咬合タイプではその逆と予想される。現生種において、基準値を得られれば、化石種にも応用可能と期待される。

有尾類のうち、吸引摂食するものを複数種 CT 撮像したところ、舌骨の大部分が骨化するものと、軟骨のままであるものに大きく分かれる。軟骨が保存されない絶滅種の復元を行なう上で、骨化した舌骨のみで吸引力を予想した場合に生じる誤差がどのくらいあるのかを調べるためである。また、この物性の違いは、多くの舌骨を軟骨で残す初期の四肢動

物の吸引力と、ほぼ完全に骨化する爬虫類の吸引力の進化についても重要な情報をもたらすと期待される。

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 5 件)

<1> Matsumoto, R., and Evans, SE. 2016. The palatal dentition of tetrapods and its functional significance. *Journal of Anatomy*, 230. 47-65. (査読有り)

<2> Matsumoto, R., and Evans, SE. 2016. Morphology and function of the palatal dentition in Choristodera. *Journal of Anatomy*, 228. 414-429. (査読有り)

<3> Evans, SE., and Matsumoto, R. 2015. An assemblage of lizards from the Early Cretaceous of Japan. *Palaeontologia Electronica*, 18.2.36A.s. (査読有り)

<4> 松本涼子. 2015. 白山市桑島層から解き明かすコリストデラ類の謎. はくさん. 石川県白山自然保護センター普及誌 第43巻, 第2号. (査読なし)

<5> Matsumoto, R., Manabe, M, and Evans, SE. 2014. The first record of a long-snouted choristodere (Reptilia, Diapsida) from the Early Cretaceous of Ishikawa Prefecture, Japan. *Historical Biology*, 27: 583-594. (査読有り)

〔学会発表〕(計 7 件)

<1> 松本涼子, スーザン・エバンス. 四肢動物における口蓋歯の配列パターンとその機能について. 日本古生物学会, 福井県, 2016年6月25日. ポスター.

<2> 松本涼子. 久慈層群玉川層(後期白亜紀)の地質と古生物について. 日本古生物学会, 福井県, 2016年6月25日. 夜間小集会, 口頭.

<3> 松本涼子, Khisigjav Tsogthaatar. 明らかになりつつある謎の水生爬虫類 *Khurendukhosaurus* (フレンドゥフサウルス属)の全身像. 日本古生物学会. 2016年1月30日. 口頭.

<4> 松本涼子, 平山廉, 武川愛, 吉田将崇, 三塚俊輔, 滝沢利夫, 堤之恭. 岩手県久慈市の久慈層群玉川層から産出したコリストデラ類. 日本古生物学会, つくば市(産総研), 2015年6月27日. ポスター.

<5> 松本涼子, 2015. 淡水生爬虫類コリストデラ類における顎の動きの復元. 日本古生物学会, 豊橋市自然博物館, 2015年1月31日. 口頭.

<6> Matsumoto, R., and Evans, SE. 2014. Functional morphology of the palatal dentition in the reptilian group, Choristodera. 2014年11月, ベルリン(ドイツ), ポスター.

<7> Matsumoto, R., and Evans, SE. 2013. Feeding behavior and the functional anatomy of the neck in the long-snouted Choristodera, *Champsosaurus* and *Simoedosaurus* (Reptilia: Diapsida). 11月, 2013年11月, ロサンゼルス(USA), ポスター.

〔図書〕(計 1 件)

松本涼子, 2016. ここが面白い両生類・爬虫類の特徴. PP 278-303. in 矢野興一ほか編著, 見る目が変わる博物館の楽しみ方. ベレ出版, 東京.

〔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

松本 涼子 (Ryoko Matsumoto)

神奈川県立生命の星・地球博物館・学芸部・学芸員

研究者番号: 00710138

(2) 研究分担者

()

研究者番号:

(3) 連携研究者

()

研究者番号:

(4) 研究協力者

スーザン・エバンス (Susan E. Evans)

University College London・Cell and

