

古生物学のためのバイオメカニクス

犬塚 則久*

はじめに

古生物学の中には多様な分野がふくまれ、関連領域も広い。バイオメカニクスもそのうちのひとつにふくまれる。しかしバイオメカニクスとか機能形態学という、もっぱら生態復元だけに関係があり、分類や系統復元に携わっている人にとっては無縁なものと考えられがちである。ところが実は系統復元にとっても生態復元は不可欠の要素である。

系統復元のさいに分岐分類学では比較標本の共有新形質の数を数える。数の多少で結論がだせるのは、その形質が等価という前提があるからである。つまり、生物体のかたちの一部を切り取ってきて言葉におき換え、単なるon-off記号として取り扱うのである。また、分岐図を選ぶときに使う最節約原理は、形質の逆転や収斂現象がもっとも少ないものを選ぶという、「原理」というよりはむしろ約束ごとである。こうして、一定の手順に従えば、とりあえずその分類群の分岐図を書くことはできる。

ところが、近縁の根拠となった共有形質が収斂によるものだとしたら、その数は除外しなければならない。このとき形態の類似が収斂か否かを決定するためには、形態と機能との相関を知る必要がある。つまり真の系統復元は、その生物の生活機能の復元を達成したうえでなくては不可能だということになる。こうして、系統復元を行う場合にも生態復元が欠かせないものであることが理解されよう。

絶滅動物の機能や生活方法を復元・解釈するには形態機能相関と生体力学的デザイン解析の2つの方法がある(Radinsky, 1987)。形態機能相関とは比較機能形態学のことで、機能の知られている現生生物の中から形態の類似のものと比較し、似たような生活をしていただろう、と推定する方法である。生体力学的デザイン解析は生物の形を力学や工学的観点からみる方法で、まさにバイオメカニクスに相当する。

バイオメカニクスと機能形態学

バイオメカニクスは生体力学や生物力学と訳される、生物科学と機械工学との境界領域である。しかし、工学分野では生物界の力学的側面を工学的に解明し、設計に応用するのがバイオメカニクスの目的とされているように、それはあくまで力学であり、工学なのである。生物科学の側からみれば、その目的の前段だけを拝借し、生物の形態や生態、進化について理解を深めることに意義がある。

梅谷(1977)はバイオメカニクスを機械工学的分類名で10項目に分類している。このうち古生物学に応用できそうな研究内容や対象には、(1)材料力学のうちの骨の力学的特性、(2)機械力学のうちの骨格構造体の力学、(3)歯と口腔の応力解析、歩行力学、(4)流体工学のうちの魚類・鳥類の流体力学、(5)交通機械のうちの動物の移動機構の解析と応用、四肢歩行の力学、(6)その他のうちの生物における最適原理、がある。

最近の脊椎動物のバイオメカニクスではロコモーションや摂食が主なテーマとなっている(Alexander, 1992; Bels et al., 1994)。古生物を対象としたバイオメカニクスとしてはAlexander(1989)が『恐竜の力学』のなかで、体重や速度の推定、体の強度、声の高さ、血液の温度、飛行、遊泳、エネルギーについて扱っている。これらは動物の器官の機能を対象としているので生理学とも重複する。

筆者は東柱類の*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の骨格を実際に組み立てて体格を計測し、*Desmostylus hesperus*の幼体である歌登標本の骨格をもとに生体復元像を作り、体重推定を試みたことがある。また最近では、その復元骨格模型の関節に可動式の金具を組み込み、主要な体肢筋の長さや方向を示すゴム紐をその模型にはり付けて、体肢の運動方向と可動範囲を推定している。いっぽうでは現生の大型哺乳類の歩行解析を行なっている。これらはいずれも東柱類の歩行様式復元の一環である。

一方、機能形態学とは、生物の形態を扱う研究のうちで、機能的観点から記述した分野をいう。たとえば、

Norihisa Inuzuka: Biomechanics for paleontology

* 東京大学医学部解剖学教室

人体の“Functional anatomy”という教科書を開くと、運動器の章では骨の支持機能とともに筋の作用が記載されている。循環器の章では心臓のポンプとしての働きや静脈弁などの記述が見られる。もちろん一般の解剖学の教科書にも機能の記述がふくまれるが、機能形態学では機能的側面に重点がおかれている点異なる。骨格と筋の機能解剖学は運動学とも近い。

脊椎動物の機能形態学では、骨格の支持とロコモーション機能、摂食、消化、呼吸、泌尿、生殖、循環、神経、感覚というすべての器官系が対象となっている(Hildebrand et al., 1985; Duncker and Fleischer, 1985)。また、最近の古脊椎動物学の機能形態学では、構造、摂食、姿勢、ロコモーションが主な課題となっている。(Thomason, 1995)。

Radinsky (1987)によれば、絶滅動物の生態復元のさいに現生生物の中に形態の類似したものがない場合には機能形態学は利用できず、バイオメカニクスに頼らなければならないとされる。しかし、それでは機能形態学が現生種中心のものとなり、古生物学にとっては余りに貧しいものになってしまう。全く未知の生物にたいして役立ってこそ古生物学の方法といえる。そこで、現生種に類似したものがない場合にも機能形態学的方法が使えないものか考えてみた。

機能形態学における比較の方法

先に述べたように機能形態学では標本の比較がものをいう。比較に頼らなければならないとすれば、その方法を洗練する必要がある。骨の比較の方法一般については以前に本誌(犬塚, 1981)で述べたので、ここでは機能形態学における比較の対象の選び方と方法について考えてみたい。

何を比較対象とするかはその目的による。たとえば系統復元やそれに基づいて系統分類を行おうとする場合には、問題の化石と同じ分類群、つまり、同じ属や科、ときにはその目全体の種が原始的な外群とともに比較対象として選ばれる。一方、古生物学にとって、もうひとつの大きな柱である生態復元の場合には、生態が明らかな現生種をまず比較する必要がある。もちろんその化石の同類が現存していて、容易に生態が類推できる場合はこの限りではない。種だけでなく、その同族全体が絶滅している動物分類群こそ、古生物学にとっては比較の方法を鍛える格好の素材なのである。

現生種を対象とした通常の機能形態学では、近縁種どうしで生態が異なるものを互いに比較し、形態の違いとその機能、たとえば、食性、生息地やロコモーション様式の違いとを対応させようとする。例をあげると、同じオナガザル科のマンガベイ属やオナガザル属の種で地上性と樹上性のものを比較することで、それぞれ

地上と樹上の生活機能の差が骨の形にどういう違いを作るかが分かる。つまり、樹上性のホオジロマンガベイは、より地上性のシロエリマンガベイやアジルマンガベイよりも可動範囲の広い関節と細長い上腕骨や大腿骨をもつ。地上性の両種の関節は矢状面に限定される傾向がある。オナガザル属でも樹上性のブルーモンキーやモナモンキーと半地上性のサバンナモンキーとの間に類似の傾向がみられる(Nakatsukasa, 1994)。

また青木良輔氏によると、ワニでも同じ属のなかに捕食や逃避のさいの跳躍がきわめて頻りに観察される種とそうでない種とがあり、これに対応した形態がみられる。すなわち、アリゲーター科のシュナイダームカシカイマンとクロコダイル科のジョンストンワニ(=オーストラリアワニ)では、いずれも大腿の外側にある鱗が同属の他の種よりも縮小しており、跳躍に適した形である、という。

これらの方法は同属別種という近縁種どうしの比較なので、系統的差異を無視することができ、両者の形態の差異をそのまま機能的要因による差異と見なすことができる、との前提にたつ。この研究成果は生活機能の違いが体の各骨のどの形のの違いに反映しているかを明らかにするので、古生物学にとっても非常に役立つはずである。つまり、骨の形態からその生活機能を推定することができる。しかし、元々近縁種どうしの比較なので、その差はきわめて微妙なものとなり、識別が難しいこともある。また、求める機能をもつ動物が近縁種どうしで現存していなければ利用できない。

比較にはもうひとつの方法が考えられる。この方法も機能的な差異を形態的な差異と関連づけようとする点では共通である。しかし、対象の選定と比較の仕方が異なる。すなわち同じ哺乳類でも同目別科、別目間の比較である。この方法では初めから遠縁どうしの比較なので、比較する動物種が数多く必要となる。互いの比較によって、系統的な類似と生態的な類似とを区別することになる。また、分類群が違えば、同じ適応でもその程度が異なるはずなので、適応形態それ自体よりも、一般型からどの方向に特殊化したかに着目する。

たとえば、水生適応が個々の骨の形にどのような影響をおよぼすかを知りたいとしよう。従来の方法では、現生で水生動物として知られる、鯨・海牛・鯨脚類の形を調べて、それをそのまま水生への適応形態と見なしてきた。この方法は典型的な種類の比較には有効かも知れない。しかし、現生の典型的な種類とは全く異なる絶滅した分類群にはそのままでは適用できない。系統も水生への適応の度合いも異なるからである。

そこでつぎのように考えてみた。先祖を異にする別系統で、同じ水生適応をめざした種類どうしを、それ

それぞれの祖先型とともに比較すること、しかもその祖先から同じ方向へ形態変化をした形質を水生への進化傾向とみなすことである。具体例としては、食肉類の陸生型としてイヌ、水生適応型として鯨類のアシカ、齧歯目の陸生先祖型としてリス、水生型としてビーバーを選んだとする。この4者間の比較で、前2者、後2者どろしが類似する項目は系統を反映した形態、アシカとビーバーで他の2者よりも近い形は水生適応形質と見なしうる。もちろんアシカとビーバーがそっくり同じ形を示すわけではない。もとより祖先は別であるうえ、細かく見れば、同じ水生でも生息地や泳法の違いなどが影響しているはずである。しかし、全く形態の異なるそれぞれの祖先型から同じ方向に形態変化をしてきたから少しは似るようになったのである。この形態変化の方向、適応進化傾向こそがどんな未知の古生物にも適用できる普遍性のある解答に違いない。

この方法は、全く異なる系統群の間での比較により収斂形質を抽出することである。いわば、差異の中の類似を利用する方法である。いっぽう第1の方法は近縁種という類似の中から適応放散という差異を見いだしたのである。第1の例が兄弟で陸上と体操の選手になった場合の比較とすれば、第2の例は大勢の一般人と水泳選手との比較にあたる。兄弟は遺伝的には似ているが、別のスポーツを続けることによって、それぞれのスポーツ体型になる。一方、水泳選手は互いに親戚でないのに一般人とははっきりと異なる独特の似たような体型となる。

以上の第1の方法を近縁法、第2の方法を収斂法とよぶことにする。これら2つの方法はどちらも比較機能形態学にとって有用である。それぞれに長所と短所があるので、ここにまとめておく。近縁法の長所は比較対象が少なくすむこと、短所は差異が微妙で判別が難しいこと、目的に応じた比較対象が限られることである。収斂法の長所はどんな適応型でも比較対象をみいだせること、差異が大きく現われるので判別が容易なこと、短所は比較対象が増えるので解析に手間がかかることである。

まとめ

現在古脊椎動物学の分野では分岐分類学の手法をつかった系統解析が花盛りである。しかし、花が一段落すれば、収斂現象にも目が向けられる時がくる。形態の生物学的な意味が不明でも分岐図を書くことはできるが、形態の機能的な意味が理解されるようになるにつれて、形態は単なる分類形質ではなくなり、生活機

能の反映であるという見方が広がるだろう。こうなると、収斂は決してまれな現象ではなく、むしろより普遍的な現象であると気づかれるに違いない。

化石の骨や歯の記載は古生物学の入門として必要であるが、それらの形がもつ生物学的な意味が分かると、生態復元だけでなく分類や系統復元にも大いに寄与できる。バイオメカニクスや機能形態学をもっと古生物学に取り入れることを勧める所以である。

文献

- Alexander, R. M. (1989) Dynamics of dinosaurs and other extinct giants. Columbia Univ. Press, New York, 167p.
- Alexander, R. M. ed. (1992) Mechanics of animal locomotion: Advances in comparative and environmental physiology 11. Springer-Verlag, Berlin, 304p.
- Bels, V. L., Chardon, M. and Vandewall, P. (1994) Biomechanics of feeding in vertebrates. Advances in comparative and environmental physiology 18. Springer-Verlag, Berlin, 362p.
- Duncker, H. R. and Fleischer, G. eds. (1985) Functional morphology in vertebrates. Proceedings of the 1st International Symposium on Vertebrate Morphology, Giessen, 1983. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 752p.
- Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F. and Wake, D. B. eds. (1985) Functional vertebrate morphology. Belknap Harvard Univ. Press, Cambridge, 430p.
- 犬塚則久 (1981) 経験的組立から科学的復元への試み—*Desmostylus*骨格復元の基礎—。化石研会誌, 14, 1-7.
- Nakatsukasa, M. (1994) Intrageneric variation of limb bones and implications for positional behavior in Old World monkeys., *Z. Morph. Anthropol.*, 80, 125-136.
- Radinsky, L. B. (1987) The evolution of vertebrate design. Univ. Chicago Press, Chicago, 188p.
- Thomason, J. J. ed. (1995) Functional morphology in vertebrate paleontology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 277p.
- 梅谷 (1977) 生物工学—基礎と方法—。共立出版, 東京, 117p.