

かたちの違いは機能の違い —筋骨格系モデルによる絶滅四肢動物の前肢の姿勢・運動機能の復元

藤原慎一*

Reconstructing forelimb postures and locomotor behaviors in extinct tetrapods based on musculoskeletal models—The difference of skeletal morphologies reflects the difference of the functions

FUJIWARA, Shin-ichi*

Abstract

Diversification of form and function in tetrapod forelimb enabled these animals to expand their locomotor behaviors and habitats. Therefore, reliable reconstruction of forelimb postures in each extinct tetrapod is important to understand the process of adaptations in each tetrapod lineage. However, reconstructing forelimb posture in extinct taxa remains difficult, because the relationship between the form and function of skeletal elements are yet to be investigated.

Here I introduced some recent works on tetrapod forelimb posture done by me and my colleagues. Based on comparison among hundreds of extant tetrapod species, we found that the mechanically-optimum posture during the support phase estimated from the musculoskeletal morphology reflects the forelimb posture employed by the animal. The relationships of “form-function” are— (1) the tetrapods in sprawling, upright/sagittal, and creeping postures respectively have prominent elbow adductor, extensor, and flexor moment arms; and (2) the elbow angle of a tetrapod in upright/sagittal posture during the stance phase is maintained in an angle where the olecranon and the humerus are perpendicular to each other. Although we would never know the “answer” of the limb postures of extinct taxa, we hopefully could get closer to it by applying these relationships to forelimb postures in extinct quadrupedal taxa.

Key words: Forelimb, posture, musculoskeletal model, Ceratopsia, Desmostylia

はじめに

本稿は、2013年11月23日に行われた化石研究会例会における筆者の講演録である。筆者は主に現生四肢動物の前肢姿勢と、彼らの骨格形態との関係を探り、そこから得た知見を絶滅四肢動物の復元へ応用する研究を行っている。本講演では筆者の研究の一端を紹介した。以下に、その内容を記述する。

1. 絶滅四肢動物の姿勢と運動機能を復元することの意義

生物が持つかたちのことを「形態」と呼ぶ。生物はボディプランという基本的な体の設計を持っており、その制約の中で形態がマイナーチェンジしながら進化してきたが、そのマイナーチェンジの集大成が今我々の世界で見られる生物多様性である。彼らはその形態

2014年1月31日受付, 2014年3月4日受理

* 〒464-8601 愛知県名古屋市千種区不老町 名古屋大学博物館

The Nagoya University Museum, Furocho, Chikusa-ku, Aichi, 464-8601 JAPAN

Corresponding author: Shin-ichi Fujiwara

sifjwr@num.nagoya-u.ac.jp

を多様化させてきたと同時に、さまざまな環境へと進出して生息域を拡大し、その中でさまざまな生態へと分化していった (Hildebrand and Goslow, 2001). この生物の形態変化は、生物の生息域や生態の多様化にどのように貢献してきたのだろうか. このような、生物の形態が持つ機能を定量的に評価し、それが生物の適応にどのように貢献しているかを研究する分野が機能形態学である.

生物の中でも、特に運動機能を高度に発達させて様々な環境へと進出していった仲間が四肢動物 (Tetrapoda) と呼ばれる脊椎動物の一群である. デボン紀後期に彼らは移動器官として四肢を備え、呼吸器官として肺を獲得することで水中から陸上への進出を可能にした (Liem *et al.*, 2001). それ以降、彼らは四肢、特に前肢の形態をさまざまに変化させてきた. その前肢の形態変化によって一部の仲間の姿勢が変化し、結果的に運動効率の向上がかなっただけではなく、前肢に歩行、走行、掘削、木登り、飛翔、遊泳といった多様な機能を獲得させることで、地上だけではなく、地中や樹上、空中、水中へと進出する大きな原動力となってきた (Hildebrand and Goslow, 2001). この四肢動物の生態的多様性がどのような環境変化に応答して獲得されてきたかを知るためには、四肢動物の姿勢や運動機能の変遷を辿ることが求められる. そして、そのためには、個々の絶滅四肢動物の姿勢や運動機能を、より確からしく復元していかなければならないのである.

2. 絶滅した動物の生きていた時の姿を復元することの難しさ

それでは、絶滅動物は生きていたときにどのような姿をし、どのような姿勢で立ち、どのような運動機能を持ち、行動していたのだろうか. 四肢動物の関節は

大きな自由度を持つが、特に大きな外力に拮抗して筋が働くような場面 (例えば、運動中に地面からの抗力を受ける場合) では、動物の四肢の関節がとる角度は、種ごとにある程度の範囲に収まることが知られている (Fujiwara, 2009a).

体の部位全てが化石に残されていれば、どんな姿をしていたかまではある程度の復元が可能であろう. しかし、目の前に欠損のない現生四肢動物の遺体が横たわっていたとしても、その動物そのものの生態について事前の知識がない限り、その動物が四肢の各関節をどんな角度で保ちながら立っていたのか、あるいは、どんな移動能力を持ち、どんな生活空間を利用していたのかまでは知りようがない. まして、体の部位のほとんどが残されていない絶滅動物ではなおさらである. もちろん、比較解剖学の知識から、絶滅四肢動物の化石から骨格を組み上げることは誰でもできる. しかし、ひとつひとつの関節の角度や、関節を介さない骨格部位の位置関係をどう推定するかによって、復元する人の数だけの千差万別の“解”が出来上がってしまうのだ. ケラトプシア類恐竜 *Triceratops*、そして東柱類哺乳類 *Desmostylus* や *Paleoparadoxia* といった絶滅四肢動物は、その前肢の姿勢がトカゲのように肘を張り出した側方型の姿勢だったのか、それとも一般的な哺乳類のように肘を体壁に沿わせて矢状面上に前肢を動かす下方型だったのか、研究者によって大きく意見が分かれていた動物である (図1). 一体どの復元が正解なのか、そしてどのようなアプローチによって正解へとたどり着くことができるのだろうか.

残念ながら、我々が絶滅四肢動物の姿勢や運動機能についての「正解」を知ることはできない. しかし、理に合った根拠に基づいた状況証拠を提示していくこと、そして互いに独立な根拠に基づいた複数の証拠を多角的アプローチによって集めていくことができ

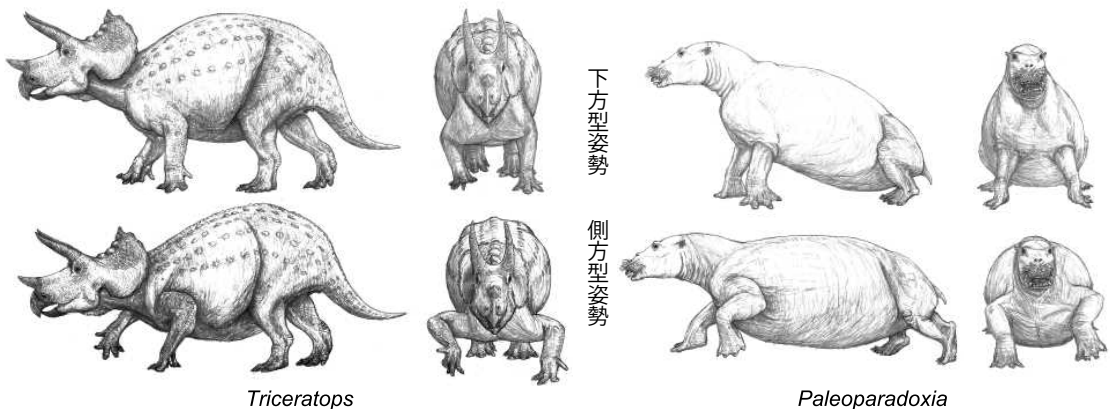


図1. ケラトプシア類恐竜 *Triceratops* と東柱類哺乳類 *Paleoparadoxia* の陸上歩行姿勢のふたつの対立仮説.

ば、復元はひとつの「正解」へと限りなく収束していくはずである。この、理に適った根拠を提示することに、機能形態学が大きな役割を果たすのだ。

ケラトプシア類や束柱類は下方型か、側方型か
—モーメントアーム法によるアプローチ—

筆者はこれまで、骨格形態のどの要素が前肢姿勢の違いを反映するのか、そしてその関係の力学的整合性についての説明がつくかという点を最重要視して、骨格形態に基づいた前肢姿勢や運動機能の復元手法を幾つか提唱してきた (Fujiwara, 2009a; Fujiwara *et al.*, 2009, 2011; Fujiwara and Hutchinson, 2012)。そして、骨格形態と姿勢・運動機能の関係を説明する仮説を検証するため、主に現生動物を用いてきた。化石研究会の講演ではそれらの研究を紹介したが、本記事では特に、四足歩行性動物の前肢姿勢について、抗重力筋とその筋のモーメントアームに注目することで、骨格形態から肘関節の角度や、側方型・下方型の判別ができることを示した研究を紹介する。

1. 側方型・下方型の判別基準

筆者は四肢動物の肘関節の可動方向、そしてそれらを動かす筋に着目した。一般に、四肢動物の肘関節は一軸性の蝶番関節だと考えられてきた。従って、肘関節を動かす筋の機能は、伸展を担う伸筋、そして屈曲を担う屈筋の2種類にしか分類されてこなかった。しかし、何種類もの四肢動物の前肢を、様々に角度を変えてCT撮像した結果、四肢動物の肘関節の可動性は一軸よりも多いことが分かった。つまり、両生類や爬虫類だけではなく、カモノハシのような哺乳類に至る

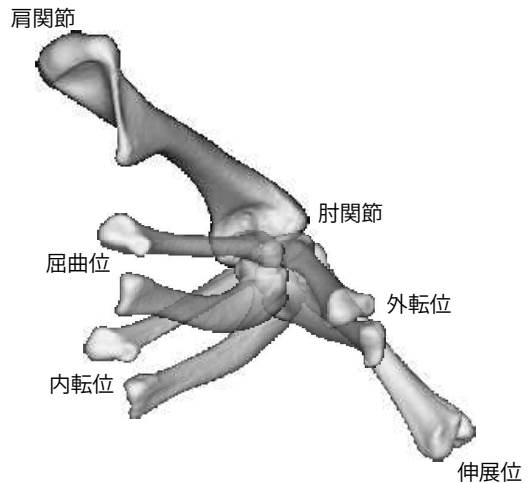


図2. 四肢動物の肘関節の可動性。ワニの左前肢において、上腕に対する前腕の可動域を示した。

まで、肘関節は伸展・屈曲以外に、内転・外転の可動性があることが示されたのである (図2; Fujiwara and Hutchinson, 2012)。肘関節の内転運動と外転運動を担う筋が、それぞれ手首の屈筋群と伸筋群である。この結果から、肘関節の筋の機能を、少なくとも伸筋、屈筋、内転筋、外転筋の4つに分類することができるようになった。

肘の伸展は主に上腕三頭筋であり、尺骨の肘頭に伸びる。従って肘関節の伸展・屈曲の回転軸から肘頭の先端までの距離が、肘の伸筋のモーメントアームがとり得る最大値となる (図3)。同様に、肘の屈曲は橈骨の橈骨粗面に停止する上腕二頭筋や上腕筋、あるいは

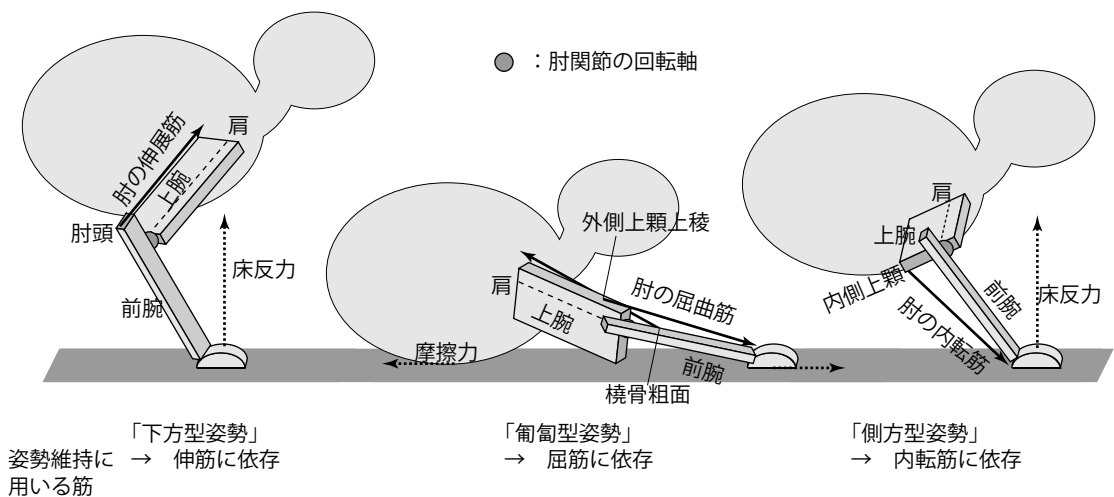


図3. 四足歩行性四肢動物の陸上でのロコモーションの3つの姿勢：下方型、匍匐型、側方型。姿勢ごとに、床反力や摩擦力に拮抗して働く肘関節の抗重力筋が異なる。(Fujiwara and Hutchinson, 2012より改写)。

は、上腕骨の外側上顆上稜から起こる腕橈骨筋や橈側手根伸筋が担っている。従って、肘関節の伸展・屈曲軸から、橈骨粗面ないし外側上顆上稜までの距離が、肘関節の伸筋のモーメントアームがとり得る最大値となる(図3)。また、上腕骨に対する橈骨の内転・外転運動(すなわち、肘関節の内転・外転運動)は上腕骨の橈側顆を中心に行われ、この役割を担う手首の屈筋群は内側上顆に起こる。従って、橈側顆の回転中心から内側上顆までの距離が、肘関節の内転筋のモーメントアームのとり得る最大値となる(図3)。

次に、四肢動物の前肢姿勢を、下方型、そしてナマケモノが地面を匍匐前進しながら這いずり回る匍匐型、さらに側方型の3つのタイプに分けた場合、それぞれの姿勢が肘関節のどの筋を用いているかを考えてみる。動物が地上に立つとき、地面から抗力(床反力)を受ける(図3)。そして、動物の筋は、この地面からの抗力に抗うように収縮することが知られている。下方型動物の肘関節の場合、抗重力筋として機能するのが伸筋であり、側方型動物の場合は内転筋である(図4)。また、匍匐型姿勢の動物は推進器として前肢を用い、肘関節を屈曲させながら前に進む。その場合、地面との間に摩擦力が働き、肘関節の屈筋が抗

重力筋となる。このことから、下方型、匍匐型、側方型の姿勢で重要な筋は、それぞれ肘関節の伸筋、屈筋、内転筋ということになる。

筋は断面積が大きいほど、そしてモーメントアームが大きいほど、関節に対して大きな回転力を生むことができる。骨格形態から確実に測ることができる指標が、そのうちのモーメントアームである。肘関節の関節面の回転軸さえ正しく見積もることができれば(Fujiwara *et al.*, 2010)、各筋のモーメントアームは正確に計測することができるのだ。抗重力筋のように、より強い回転力が要求される筋は、モーメントアームがより大きくなっていく方が効率が良い。そこで、下方型、匍匐型、側方型動物の肘関節のモーメントアームを比較したとき、それぞれ発達しているのが伸筋、屈筋、内転筋だろうという仮説が成り立つ。この仮説を検証するため、多様な姿勢を持つ両生類から爬虫類、鳥類、哺乳類の主要な現生タクサを網羅した318種の四肢動物を用い、これらを下方型、匍匐型、側方型、未分類の4つのカテゴリーに分けた。そして、肘関節の伸筋、屈筋、内転筋のモーメントアームを比較してみたところ、上記の仮説を支持する結果が得られた。また、3つのモーメントアームを変数とし

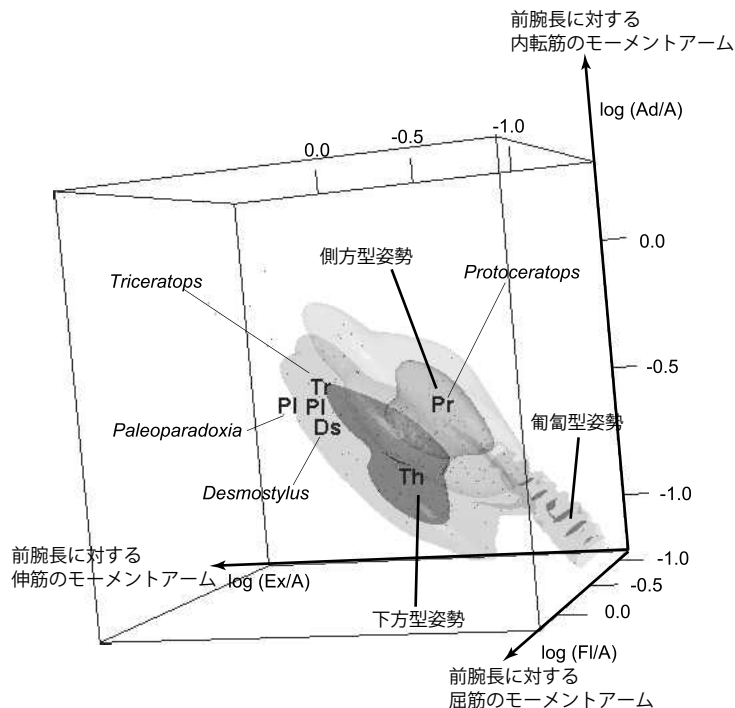


図4. 前腕長(A)に対する、肘関節の伸筋(Ex)、屈筋(FI)、内転筋(Ad)のモーメントアームの最大値を変数とした、現生の下方型、匍匐型、側方型の四肢動物の三次元分布。下方型、匍匐型、側方型の四肢動物は、それぞれ肘関節の伸筋、屈筋、内転筋のモーメントアームが発達する。この分布を元に、絶滅四肢動物の前肢姿勢を判別することができる。(Fujiwara and Hutchinson, 2012より改写)。

て、下方型、匍匐型、側方型動物の空間分布を得た(図4)。ここに絶滅四肢動物の肘関節のモーメントアームの計測値を落とし込むことで、その動物がどの姿勢を採っていた可能性が一番高いかを判別することができるようになった。ただし、重要なのは、この判別法は、その絶滅四肢動物が「陸上を移動したとしたら、どの姿勢を採る可能性が高いか」までしか分からない、ということである。つまり、完全二足歩行性や完全水生の四肢動物の場合は、この手法を適用することができないのだ。

2. 肘関節角度

次に、下方型動物において、地面に着いて体重支持に用いている前肢の肘関節角度を決める方法を紹介する。現生動物を見ても、肘関節を深く曲げた状態で体重を支持するネズミのような動物もいれば、大きく伸ばした状態で体重を支持するゾウやゴリラのような動物もいる。しかし、これらの動物の肘関節の可動範囲はいずれも大きいので、体重を支持するときの肘関節角度を決めることは非常に困難であった。

上述したように、下方型動物の抗重力筋は伸筋(上腕三頭筋)であり、これは上腕骨とほぼ平行に伸びて

きて、尺骨の肘頭に停止する。ここで注目したいのは、この伸筋のモーメントアームが、肘関節の角度とともに変化するということだ。図5を見てもらえば分かるように、伸筋のモーメントアームは、肘頭と筋の収縮方向(つまり、上腕骨の長軸方向)が直交するような角度で肘関節が保たれたときに最大となる。肘関節角度がこれよりも大きくなっても小さくなくても、伸筋のモーメントアームの値は小さくなる(図5)。

そこでまた仮説を立てることができる。すなわち、下方型動物が体重支持を行い、肘関節の伸筋を抗重力筋として使っている場合、肘頭と上腕骨が直交するような角度で肘関節の角度が保たれているのではないかと、ということだ。

さまざまな体サイズの現生下方型四肢動物32属を用い、彼らが体重支持をしているときの肘関節角度と、骨格形態、すなわち肘頭の傾きから予想される、伸筋のモーメントアームが最大となるような肘関節角度を比較したところ、これらがうまく対応することが示された(図6; Fujiwara, 2009a)。つまり、絶滅動物でも、仮にそれらが下方型の姿勢を採っていたという前提の下、尺骨と肘頭がしっかり残ってさえいれば肘関節角度を復元することができるということである。

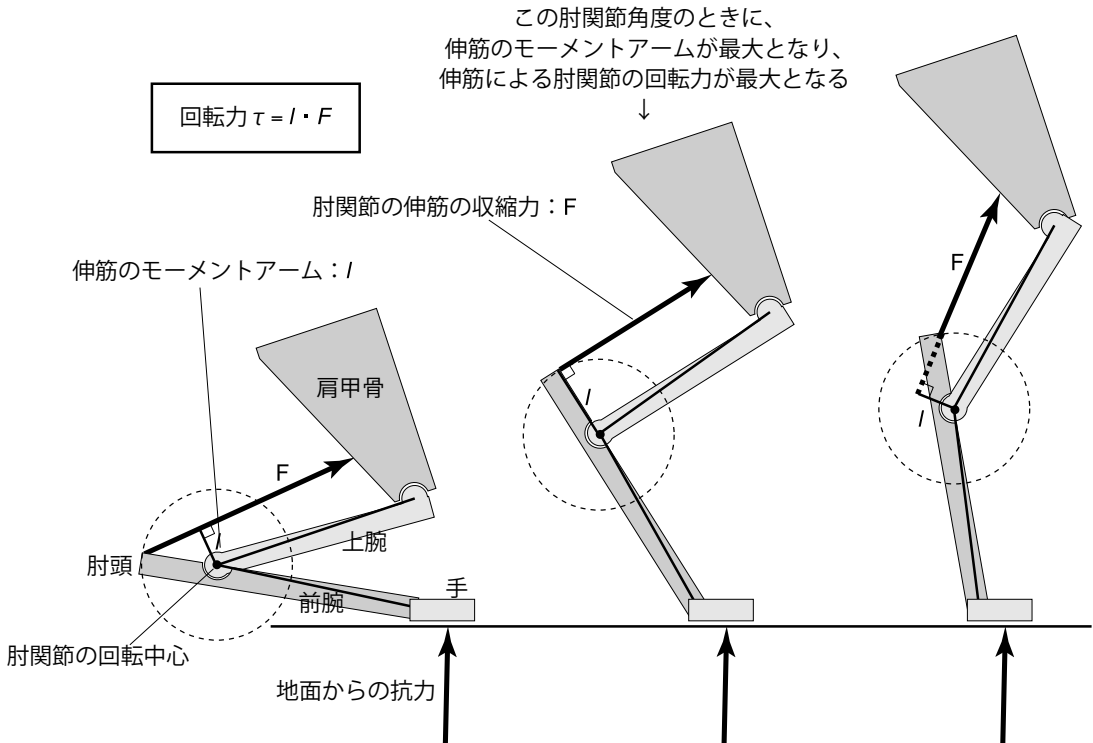


図5. 下方型四肢動物の前肢の模式図。地面からの効力に拮抗して、肘関節の伸筋が収縮し、力 F を与える。肘関節のモーメントアーム (l) は肘関節角度とともに変化する。肘関節の回転力 τ は、 F と l の積によって求められる。

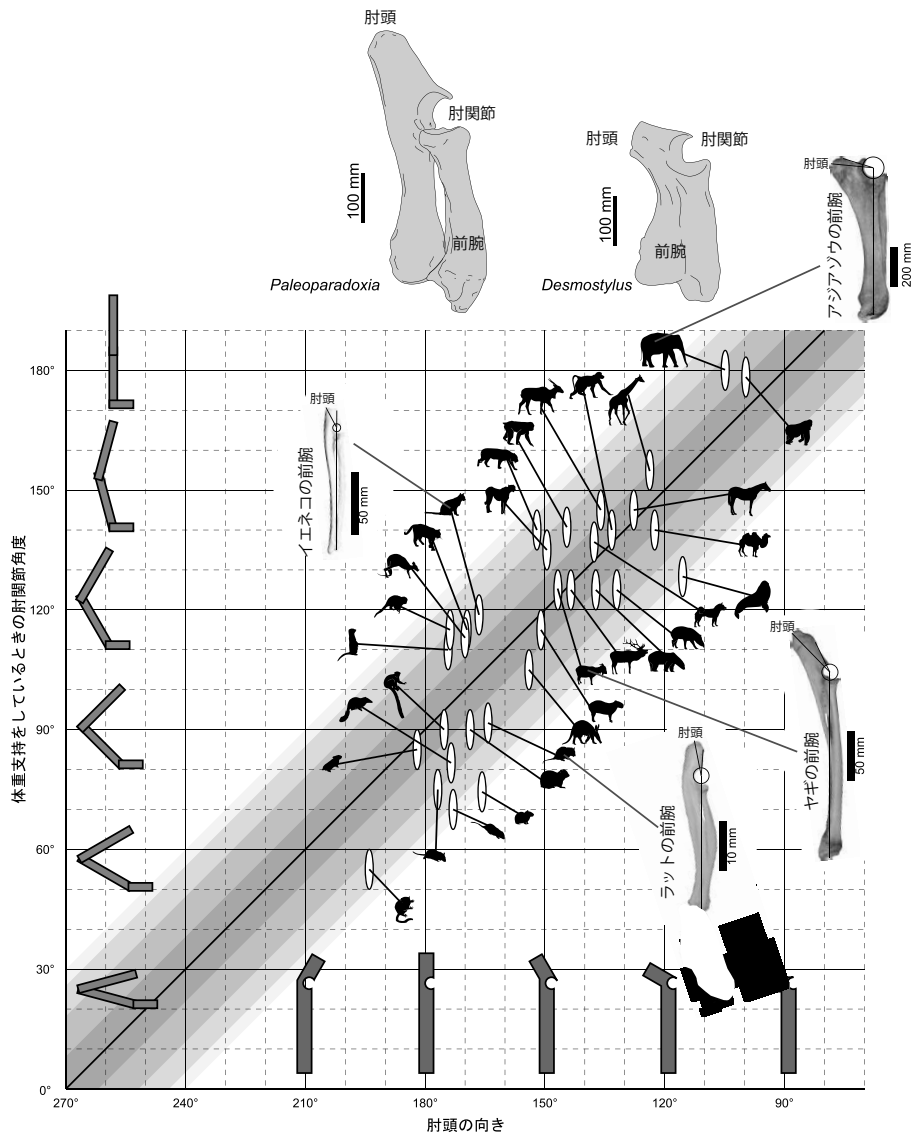


図6. 現生下方型四肢動物の、肘頭の向きと、体重を支持しているときの肘関節角度の関係、および絶滅四肢動物 *Paleoparadoxia* と *Desmostylus* の前腕骨格。(Fujiwara, 2009a より改写)。

余談だが、ナマケモノやオオコウモリのように枝からぶら下がる動物の肘関節角度についても、同じアプローチを用いることができる。彼らの場合、肘関節の屈筋を用いて、肘関節を屈曲させた懸垂の姿勢でぶら下がっている。このときの角度は、抗重力筋である屈筋のモーメントアームが最大となる角度なのだ (Fujiwara *et al.*, 2011)。

3. ケラトプシア類と束柱類の前肢姿勢

これらの復元法を元に、ケラトプシア類や束柱類の仲間の前肢姿勢を復元してみる。彼らが「陸上運動を

行っていた」という前提の下に、下方型、匍匐型、側方型の判別を試みたところ、ケラトプシア類の中でも *Triceratops* のように派生的な仲間や、同じような環境に生息していた *Leptoceratops* といったやや小型の仲間が下方型の姿勢であると判別された (図1, 4)。一方で、モンゴルの砂漠堆積物から見つかる *Protoceratops* は側方型の姿勢とされた (図4)。つまり、近い関係にある動物間で、異なる前肢姿勢があったことが化石種においても示唆されたのである。また、束柱類では、*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* がともに下方型と判別された (図1, 4)。

Triceratops (ケラトプシア類) が下方型であったとする復元は、他の証拠からも支持される。彼ら恐竜類が下方型の姿勢を採ると、手の甲は外側にしか向けられないことが分かる。従来は、「四肢動物が陸上歩行するには手の甲を前に向けなければならない」という考え方が根強くあったため、*Triceratops* を側方型に復元する研究者が多かった(図1)。しかし、足跡化石に残された手の痕が側方を向いていたことや、手骨格の詳細な研究から、*Triceratops* は、手の甲を側方を向けた方がかえって効率よく体重を支えることができると考えられる(Fujiwara, 2009b)。このように、力学的根拠に基づいた復元仮説に対して、複数の状況証拠とも矛盾しない結果が得られることにより、その復元の確からしさがさらに増していくのである。

Desmostylus と *Paleoparadoxia* はこれまで姿勢の違いがそれほどなかったのではないかと考えられてきた。彼らの足跡化石は残念ながら見つかっていないため、彼らが陸上歩行を実際に行ったかどうかは不明であり、実際に下方型の姿勢を採っていたかどうかは分からない。しかし、もし彼らが「陸上で歩き、下方型の姿勢を採っていた」という前提を置くと、両種の姿勢の違いが見えてきた。*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* は、肘頭の向きが全く異なっていたのだ(図6)。陸上で体重支持をしていたときの肘関節角度を肘頭の向きから復元すると、*Desmostylus* はゾウやゴリラのように肘をまっすぐに伸ばした姿勢に、*Paleoparadoxia* は、ヤギやネコのように肘をやや屈曲させた姿勢にそれぞれ復元される。このように、機能形態学的アプローチは、絶滅動物の種の多様性だけでなく、彼らの姿勢・運動機能の多様性があったことを示す有効なツールなのだ。

まとめ

機能形態学的手法は、動物の形態と生態(機能)の関係を探る方法である。ただし、目的もなく形態を計測していたら、いつまでたっても機能との関係性を見つめることはできない。骨の強度やモーメントアームなど、骨格形態から定量化できる力学的指標を用いることで、形態と機能の関係に意味付けを行うことが可能となる。そしてそのような指標を用いて、形態と機能の関係が成立することを仮説とし、幅広い分類群の現生種を用いてその仮説を徹底的に検証していくことが重要である。また、発見された形態と機能の関係を元に絶滅動物の姿勢や運動機能を復元する場合は、その関係が成立するための前提条件(例えば、陸上歩行していた場合に初めて成立する関係かどうか)をしつかりと認識しておく必要がある。また、複数の力学的

指標に基づいて得られた復元、そして複数の状況証拠を集めていくことで、より確からしい復元へと近づいていくことができるのだ。

謝辞

本講演にご招待いただき、本原稿の編集をしていた高橋啓一上席総括学芸員(滋賀県立琵琶湖博物館)、および、講演を聴いていただき、かつ様々なコメントをいただいた方々に謝意を表す。また、本原稿を査読していただいた三枝春生主任研究員(兵庫県立人と自然の博物館)にも深く御礼申し上げる。

引用文献

- Fujiwara, S.-I. (2009a) Olecranon orientation as an indicator of elbow joint angle in the stance phase, and estimation of forelimb posture in extinct quadruped animals. *Journal of Morphology* **270**, 1107-1121.
- Fujiwara, S.-I. (2009b) A reevaluation of the manus structure in *Triceratops* (Ceratopsidae: Ceratopsia). *Journal of Vertebrate Paleontology* **29**, 1136-1147.
- Fujiwara, S.-I., Kuwazuru, O., Inuzuka, N. and Yoshikawa, N. (2009) Relationship between scapular position and structural strength of rib cages in quadruped animals. *Journal of Morphology* **270**, 1084-1094.
- Fujiwara, S.-I., Taru, H. and Suzuki, D. (2010) Shape of articular surface of crocodylian (Archosauria) elbow joints and its relevance to sauropsids. *Journal of Morphology* **271**, 883-898.
- Fujiwara, S.-I., Endo, H. and Hutchinson, J. R. (2011) Topsy-turvy locomotion: biomechanical specializations of the elbow in suspended quadrupeds reflect inverted gravitational constraints. *Journal of Anatomy* **219**, 176-191.
- Fujiwara, S.-I. and Hutchinson, J. R. (2012) Elbow joint adductor moment arm as an indicator of forelimb posture in extinct quadrupedal tetrapods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**, 2561-2570.
- Hildebrand, M. and Goslow, G. (2001) Analysis of Vertebrate Structure, 5th edition. John Wiley and Sons, Inc., New York, 635p.
- Liem, K. F., Bemis, W. E., Walker, W. F. and Grande, L. (2001) Functional Anatomy of the Vertebrates — An Evolutionary Perspectives, 3rd edition. Brooks Cole, Belmont, 703p.