

脊椎動物四肢の変遷

——四肢の確立——

山 田 格*

1. はじめに

脊椎動物の四肢は多様に分化している。しかし、その多様性は無秩序なものではなく、原型の構造を継続的に改変してきた流れを反映している。つまり、現在の四肢の構造は、他の器官系と同じく、系統発生の個々の段階に固有の条件（もちあわせ）の範囲内で、個々の棲息様式（当座の必要）に適応してきた歴史に規定されている。四肢を理解するには、その前身と考えられる魚類の対鰭がどのように生じたか、また四肢が個々の段階に許された条件の中でどのように変化してきたかをふりかえてみなければならない。

筆者は、肉眼解剖学の世界でヒト上肢筋の形態を考えてきた。その過程で、この四肢の起源とその系統発生の問題に関心をもつようになった。具体的な自家所見はまだとるにたりないので、文献のレビューを中心として、いくつかの問題点について考えてみたい。

2. 脊椎動物の起源

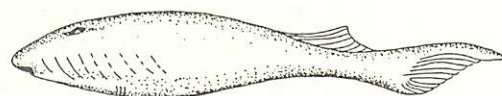
陸棲脊椎動物の四肢、さらにその原型である魚類の対鰭を理解するには、まず脊椎動物の基本的な体制を把握しなければならない。しかし、残念ながら我々は脊椎動物の具体的な原型を知らない。

脊椎動物の起源追究の方法はさまざまであるが、いずれにしても化石種あるいは現生種の所見、またはその両者を比較検討することになる。つまり、古生物学的理解や、現生種の解剖学的、あるいは発生学的理解を基礎に系統発生的検討をおこなわねばならない。

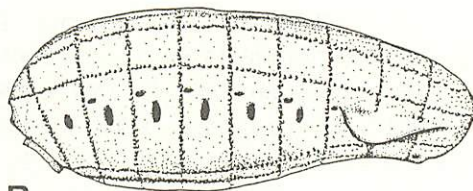
この観点で、いわゆる古生物学的の方法に最も近いのは Jeffries (1967) のように、実際の化石にこの原型を追い求めるものだが、現状では目標の達成には至っていない。この方法よりも現生種との比較検討に重点をおいて描かれた Romer & Parsons (1977) の図は、ほぼ原型の姿に近いものと考えられるし、実際に広く受け容れられてもいる (図 1-A)。一方、Bjerring (1984) は現生脊椎動物の個体発生の詳細な考察によっ

て脊椎動物の原型がそなえていたはずの特徴を推測しているが、あまり広くは知られていない (図 1-B)。いずれにせよ、現状で検討できるのは原型の「近似型」であって、原型そのものではないことをつねに念頭におく必要がある。

このような検討の結果、脊椎動物の「原型」に近いとされているのは現生の原索動物で、定着性のホヤのなかまと、自由に遊泳するナメクジウオ (図 2) などが含まれる。ホヤの幼生はオタマジャクシのような尾



A



B

Fig. 1. Two examples of the hypothetical vertebrate "prototype"s. Synthesized A) by the analyses of recent primitive chordates, cyclostomes and fossil agnathans (Romer & Parsons, 1977), and B) by the embryological investigations of the recent vertebrates (Bjerring, 1984).

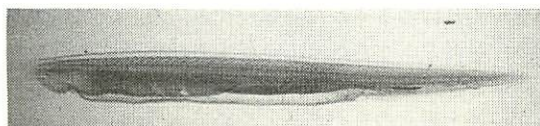


Fig. 2. Side view of the amphioxus. Photographed with transmitted lighting. Note that myotomes and pharynx are visible.

をもち遊泳するが、発生が進むと定着して尾を失う。先に挙げた図1-Aの「原型」は、ホヤのような定着型が、遊泳性の幼生状態のまま成熟して遊泳型が生じたという仮説に基づくものだ (Romer & Parsons, 1977)。ナメクジウオは脊椎動物に連なる系統とは早くに岐れたらしく (Jefferies, 1986), 大きな相違点もあるが、運動様式をはじめとするいくつかの点で、脊椎動物の直接の祖先がそなえていたであろう原始的な特徴をも維持している。

3. 原始脊椎動物の泳法

ナメクジウオは脊椎をもたないが、これに相当する脊索が、脊髄、体幹筋とともに身体の吻端近くから尾端付近まで、体幹の長軸方向に続く。脊索の腹側には咽頭があり、その側壁の70余の鰓裂によって囲鰓腔に通じる。繊毛運動によって口から咽頭へ、さらには囲鰓腔への水流が起こり、水中の食物粒子が選別される。この咽頭は原則的にはホヤのなかまの咽頭と類似している (Orton, 1913)。

ナメクジウオの脊索は円形の断面をもち前後端は次第に細くなる。周囲を包む結合組織の内腔には、横走る筋線維が層をなす (Flood, *et al.*, 1969)。これらの筋細胞の機能は明らかではないが、局所的に脊索の剛性を増強することが推定されている。また、体幹を分節的に区画する結合組織性の筋間中隔が、体軸に直交する輪切り方向に多数みとめられる。この中隔に仕切られた1区画を筋節とよび、前後に隣接する筋間中隔の間に張る筋線維がこれを埋める。一側の筋が収縮すると、まず同側の隣接する筋間中隔の間隔が縮まり、ひいては筋間中隔が付着する脊索がまがる。この収縮が左右交互に繰り返されるとナメクジウオの身体は波のようにくねる。この波が、左右、および頭尾方向の協調機構によって周期的に生じ、前から後へ伝わっていくことで、身体は周囲の水を押し、その反作用で体は水中を移動する。我々の心筋と同様、無秩序な収縮が起こってしまうと意味がないので、収縮リズムの発生機構とその伝達には巧妙な協調機構があるはずで、近年ヤツメウナギなどで運動生理学的解析が進んでいる (Cohen, 1988)。

ナメクジウオの体制は、いわばホヤの体に駆動装置

を付けたようなもので、濾過型の採餌に都合のいい環境を選んで移動することができる。原始脊椎動物もナメクジウオのような、身体を左右にくねらせる「泳ぎ方」をしていたと考えられる。それこそ、のちの脊椎動物に延々と引き継がれたもので、本来水中での運動のために開発されたにもかかわらず、デボン紀の上陸以降も、改良を重ねて使われてきた。石炭紀以降の哺乳類型爬虫類の進化の過程で、哺乳類につながる系統では体幹の屈伸による新方式も採用されたが、いまでもこの運動様式は基本的なものとして多くの動物に伝承されている。

4. 化石無顎類の特徴

実際に化石が確認されている脊椎動物で最も古いグループは無顎類とよばれる。消化管の前端が円く開口しており、顎をもたないところにその名の由来がある。本論に関係する特徴としては、体の背側正中の不対性の背鰭(または背棘)、尾端の上下非相称の歪形尾などがある。なかには対鰭をもつものもある。カンブリア紀からデボン紀まで繁栄し、多様な適応放散をとげた(図3)が、おそらく顎口類に圧倒されてほとんど滅んでしまった。

古生代の無顎類は、よく発達した外骨格をもつ。ヨロイのような装甲は頭部からせいぜい胸部までで、どのグループでも体幹の後半から尾にかけては小さな鱗に被われ、尾を打ち振る柔軟性があったと考えられる。外骨格性甲冑の機能に関してはいくつかの解釈がある。すでに海中から淡水域にも進出していたウミサソリなどの肉食性の無脊椎動物に対する防御装甲であったとするRomer (1933)の説はよく知られている。また、海水の浸透圧に適応していた体内に、低張の淡水が浸透するのを防ぐ浸透圧調節隔壁であったとする説 (Smith, 1939) や、当時の排出系(腎)機能では処理しきれなかった、カルシウム塩や燐酸塩の蓄積装置としての機能をあげるものもある (Berill, 1955)。これらの説はいずれも、海棲であった祖型が、淡水に移行する過程で、あるいは淡水に定着してから脊椎動物の出現という事件が起こったことを前提としている。しかし、現在知られている最古の脊椎動物たちは海棲であったことを考えると、これらの説明には疑問が残る。

5. 無顎類の泳法

かれらは一般に対鰭を欠き、尾は背腹に非相称で、ほとんどのグループでは脊椎骨の延長が尾の腹側半へ屈曲する逆歪尾である(図3-B, D)。

Affleck (1950) は背腹非相称の尾を魚体の比重との関連で説明している。身体の比重が水の比重をこえるものは下葉の大きい逆歪尾をもち、上葉の大きい歪尾

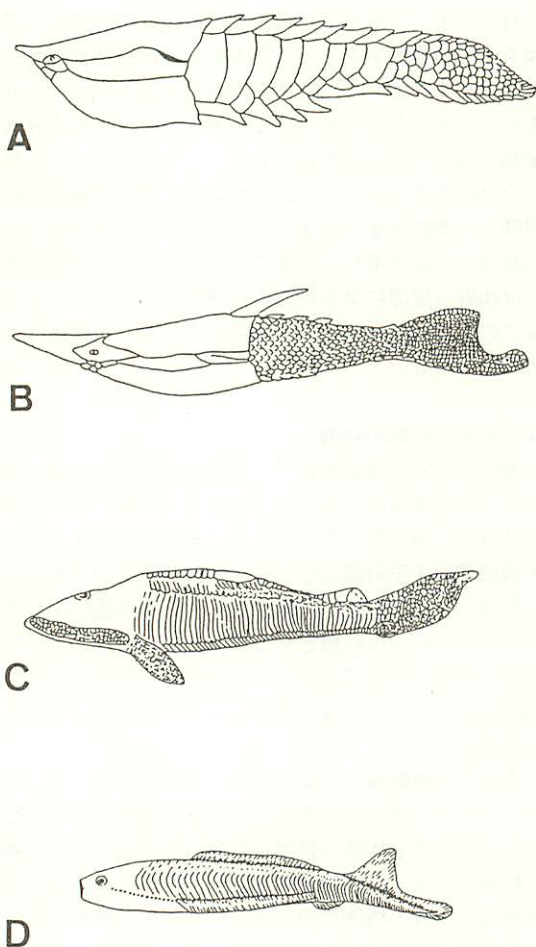


Fig. 3. Fossil agnathans

A, B: Heterostracan A: *Anglaspis*, B: *Pteraspis*

C: Osteostracan C: *Hemicyclaspis*

D: Anaspid D: *Jamoytius*

(From Moy-Thomas and Miles, 1971)

や正尾の魚は比重が水とほぼ等しいという。比重の他には尾の形状に関連する条件はないのだろうか。

無顎類の外骨格がヨロイのようによく発達するのに対し、内骨格の化石が顕著でないのは、外骨格に加えて、内骨格までも化石させてしまうと体の比重が大きくなりすぎるためともいわれる (Attenborough, 1979)。ウキブクロのない魚の深度調節は、身体比重と鰭による推進力の方向の釣り合いによる。尾の下葉が大きい逆歪尾の推進力は体軸よりも下側で強い。身体密度が水の密度よりも少し大きい場合、密度差による魚体の沈下が、逆歪尾による、やや上向きの推進力と拮抗すれば身体はほぼ水平に前進する。尾を振る

のをやめればゆるやかに身体が沈み、激しく振れば上向きの推進力がうちかって上昇する。懸命に尾を振って水面までのぼり、そこで空気を吸ったオタマジャクシが、尾を振るのをパタリとやめてユラユラと沈んでいくようすを思い起こしてほしい。ウキブクロのない無顎類が深度調節をするには、このように身体比重が周囲の水の比重よりもやや大きいという条件が望ましい。体全体の密度があまりに水の密度よりも大きくなると、ウキブクロのない魚は深度調節に過大なエネルギーを必要とする。また、水中生活では、体は周囲の水の浮力で支持され、陸上生活に較べればはるかに貧弱な骨格で体を維持していくことができる。このような条件から無顎類では骨性の内骨格があまり発達しなかったのだろう。

一般に無顎類は対鰭をもたないのが特徴とされるが、ほぼ胸鰭に相当するものや、腹外側にヒダ状の対鰭をもつものもある。特に骨甲亜綱 (Osteostraci) には筋のある胸鰭をもつものが多い (図3-C)。頭部から体幹にわたる装甲が時代を追って背腹に圧平された形になることや、頭蓋の頂部にあって上を向く眼窩の位置などからこのグループは底生性であったと考えられる。尾は背腹に不相称ではあるが、多くの無顎類の逆歪尾ではなく、尾の中まで続く体軸が上反する歪尾で、上葉が大きく鰭が腹側を向く。平らな腹側面と、やや隆起する背側面からなる体は水流にさらされると揚力を生じ、身体が浮いてしまう。水底にへばりつくような棲息様式を実現するにはこの揚力を打ち消す必要があり、下向きの推進力を発生する尾鰭が不可欠になる。以上の体制から推定すると、かれらは、平らな頭胴部を水底に密着させた状態で、やや下向きの推進力を生む尾鰭を振り、ゆるやかに水底を移動しながら掃除機のように泥の中の餌をはみ、時には水底から離れて次の餌場に移動することもあっただろう。胸の対鰭は周囲の水に作用する制御板としてはたらくだけでなく、水底を押して体を水底から「はがす」きっかけをつくる機能をもっていたのではあるまいか。ヘミサイクラスピス (*Hemicyclaspis murchisoni*) には尾鰭の腹側前端に小さな水平の対鰭がある。これは胸鰭とともに遊泳時の水平軸回りの姿勢制御に寄与していたものであろう。

一方、無顎類のうち、欠甲亜綱 (Anaspida) には鰓領域直後から肛門直前までヒダ状の対性側鰭をもつものがある (図3-D)。紡錘形の体をしているので、このグループにはかなりの遊泳能があったものと考えられる。ヤモイチウス (*Jamoytius kerwoodi*) の側鰭基部の鱗の配列から推測すると、この側鰭は内部の筋によって動かすことができた可能性が高い (Ritchie, 1964)。

水中の魚体は重心の回りのロール (roll, 横揺れ), ピッチ (pitch, 縦揺れ), ヨー (yaw, 偏揺れ) のそれぞれに対する安定・制御装置を必要とする。ロールとヨーには正中の不對蹻が機能するが、ピッチに対処するには水平制御板がなければならない。それが対蹻の側蹻として生ずる。これらの對蹻は遊泳時の水平軸回りの姿勢制御に関与するので、遊泳能力と對蹻の有無との間には正の相関関係がある。

のちの魚類のように、ウキブクロによる比重調節が可能になり、上昇・下降とも對蹻によって調節するようになれば、上下相称の正尾が出現する (Lagler, et al., 1977)。

6. 顎口類の体制

シルル紀になると、鰓弓の構造を改変した顎をもつ顎口類が現れた。本論の主題に関しては、對蹻の発達が最初の顎口類の最大の特徴である。

現生の無顎類、ヤツメウナギでは、柔軟な脊索の背側に軟骨性の神経弓ができて脊髄をおさめる以外、体幹骨格に軟骨化、あるいは骨化はみられない。しかし、最古の顎口類、棘魚類 (図4) では肋骨の骨化はみとめられないものの、神経弓だけでなく血弓も骨化する。これに続く顎口類の一般的な特徴は、さらに脊索が分節的に骨化し、その間を軟骨性の椎間円板がつなぐことである。左右に身体をくねらせる運動様式のために、脊椎は全体として柔軟に波打つような動きが可能でなければならない。しかし、その運動を俊敏で洗練されたものにするためには、筋の作用が効率よく脊柱に伝達されなければならない。そのためには筋 (筋間隔) の付着部の剛性が高いことが望ましい。そこで脊索は全体の柔軟性を保ちながら筋付着部の剛性を高めるため分節的に軟骨化、あるいは骨化してこの相反する要請に応えることになった。同様の理由で、筋間隔も部分的に骨化する傾向にあり、棘突起をはじめとするいくつかの突起と肋骨が生じることになる。

7. 對蹻の必要性

真の對蹻のない無顎類では、正中の不對性の蹻で重心を通る矢状軸と垂直軸の回りの運動は調節できたが、前頭方向の水平軸回りの調節に関与する對蹻 (水平制

御板) がないので、下葉の大きい逆歪尾での推進による上昇と、身体と周囲の水の密度差による沈下でこの調節が行なわれていたと考えられることはすでに述べた。對蹻は鰓弓の大改造による顎の発生とほぼ時を同じくして確立した。体幹の前端にばかりと開いていた口に顎の構造ができ、顎の開閉によって餌を採るようになったが、顎をそなえたことによって、それまで必要のなかった調整が必要になったからである。流体力学的な解析は行っていないので厳密な議論はできないが、素朴には、顎口類の水中姿勢制御に関して二つの問題が考えられる。

まず、開口にとまう腹側方向のモーメントの発生が問題になる。一般に口は頭部の腹側にあるので、遊泳中の開口動作は腹側の抵抗を増大する。つまり、口を開くと遊泳中の魚体は深い方へ沈み込むような力を受ける。しかしながら、このモーメントは魚体後部の姿勢制御で調整し得る程度であったかもしれない。

もうひとつは、顎の開閉による採餌法そのものに必要な、微妙な姿勢制御の問題である。現生の無顎類は獲物に吸いついて血液や体液を吸う。おそらく多くの化石無顎類では水底の泥を吸い込んで、その中の有機物あるいは生物を濾過していたと考えられているが、これらの採餌法では微妙な姿勢制御が問題になることは少ない。しかし、水中に浮遊している有機物、あるいは水中を遊泳している生物を捕食するには、対象物に接近して口を開き、対象物が口腔内に入った時に口を閉じるという一連の作業が必要となる。現生の顎口類は、この動作を無造作にやっただけのけるが、それまで、ただ口を開いて泳いだり、獲物に向かって単に突進するだけでよかった無顎類の状態と比較すると、はるかに微妙な姿勢制御が要求される。

顎口類では上述の積極的な姿勢制御に対する要請から、水平制御板 (對蹻) を左右に張り出した。この制御板は、鰓蓋の直後、いわゆる皮骨性肩帶部 (胸蹻) と、肛門の直前に (腹蹻) の計二対が生ずることが多い (図4, 6)。もちろん、顎を開発したことだけが水平制御板出現の理由ではあるまい。その他に、運動能力が洗練される方向への一般的な変化も考えねばなるまい。

8. 對蹻の位置

それでは、なぜ鰓の直後と肛門の直前という、二対の對蹻の位置が選ばれたのだろうか。現生有尾両生類胚では、長軸方向に細長い領域が本来の前後肢間の腹外側にあって、特定の時期に特定の刺激をこの領域に与えると過剰肢が誘導される (Balinsky, 1935)。板鰓類ではこれに相当する領域に、背蹻の原基に類似した長軸方向に連続する隆起が現われ、その前端と後端だけ

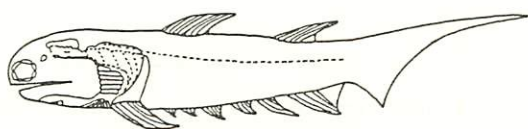


Fig. 4. An example of acanthodian *Climacodus* (From Moy-Thomas and Miles, 1971)

が発達して対鰭になる。また、これに類似の肥厚部は哺乳類や鳥類にもみられる (Balfour, 1876)。つまり、この側腹部の特定領域に対鰭 (対肢) の出芽能をもつ帯状の領域があり、正常発生ではエラ領域直後と肛門直前の2カ所だけ是对鰭として発達するが、それ以外の部分では退縮してしまう。

すでに述べたように、水中での姿勢制御に関し対鰭が分担するのは縦方向、いわば頭を上下する運動 (ピッチ) の調節である。それには、身体の前部と後部の重心からできるだけ遠い位置に一組ずつ水平制御板を設ければ、欠甲類のような長いヒダ状の側鰭とほぼ同じ効果を発揮する。問題はいかに身体の重心から遠いところを選定するかである。実際にみられるように、対鰭の筋材料を体幹筋の腹側端から調達したことから、前端は容易に決定する。体幹筋の前端、鰓室の直後が最も頭側の対鰭の位置になる。事実、それよりも吻側は、まず鰓蓋、さらに吻側では顎の構造があって対鰭を固定するのに適さない。それでは尾側の対鰭をどこまでうしろにもっていけるかというと、理論的には尾

鰭の位置かその直前まで下げられる (事実、既述のヘミサイクリスピスでは尾に水平制御板がある) わけだが、効果を考慮すると、水平制御板の基部が遊泳中も安定していることが望ましい。

魚類が体幹をくねらせて泳ぐときの状態を考慮すると、一般には肛門よりもうしろの筋性尾を打ち振るものが多く、尾を振る周波数の大きいものほど振られる部分が尾端よりに限られる (図5)。これは現生魚類のデータではあるが、初期の顎口類でも条件に大差はないと考えられる。おそらく、肛門以前の体幹には内臓とそれをおさめる体腔があり、あまりくねらせるのは得策ではないこと、腹側の体幹筋が少ないことなどが原因であろう。逆に肛門よりもうしろの体幹は、遊泳時に大きく打ち振られるのでせつかくの制御板を固定するには適さない。体腔をもつ体幹の後端、すなわち肛門直前が制御板取り付け位置として最適である。制御板の効率のためには重心からできるだけ離したいという条件と、付着点の安定性の問題の両者が最も効率よくバランスするのが鰓室直後と肛門直前の二カ所

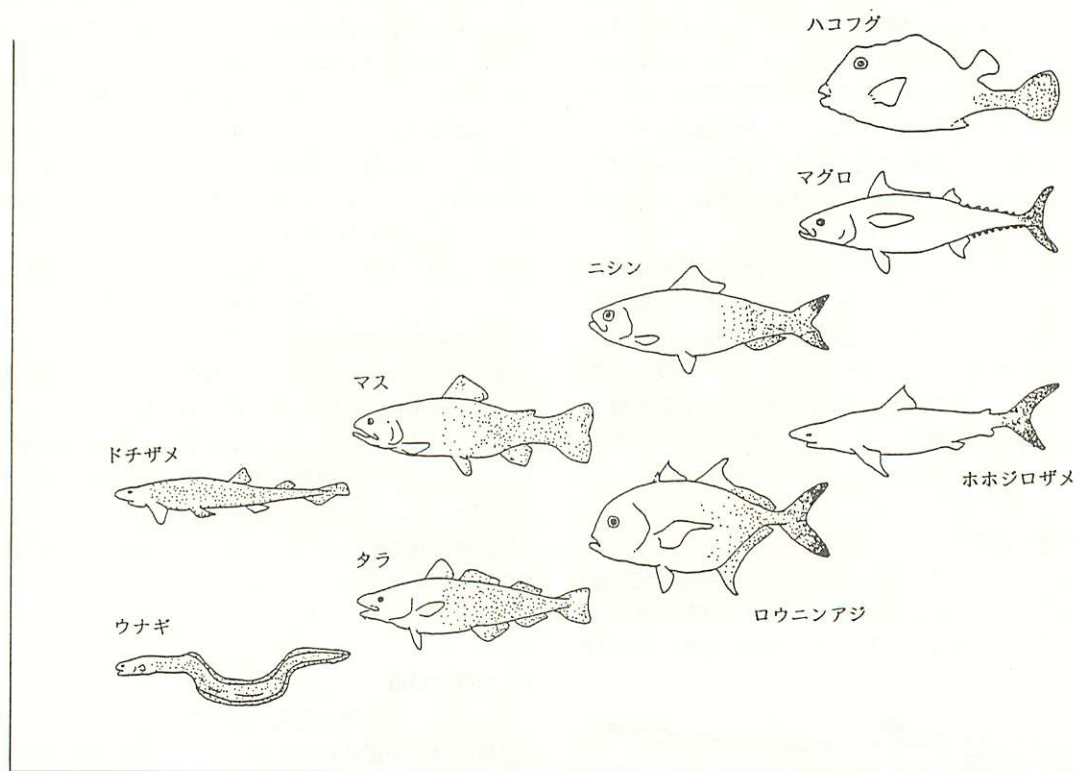


Fig. 5. Body portions of fishes which produce propulsion. Stippled areas indicate those portions which are undulated or oscillated. Note that those locate more to the right in this diagram depend more to fin oscillation and those more to the left take to undulation of the body (Slightly modified from Lindsey, 1978)

であったということになる。

先年、現生のシーラカンス (*Latimeria chalumnae*) の遊泳中の姿が放映された。平静な状況では第2背鰭と臀鰭を主に、その他の鰭をも補助的に駆使して漂うように泳ぐ姿が印象的であった。古生代の魚類は、ゆったりと泳ぐのが常であったのかもしれない。

9. 「肩帯」に関する考察

対鰭を体幹に関節させる構造が鰭帯であり、胸鰭、腹鰭の鰭帯をそれぞれ肩帯 (胸帯)、腰带という (図6)。図7はその肩帯付近で、斜線部は、一般に「皮骨性の肩帯」とよばれる。その内側に内骨格性の肩甲烏口骨があり、上腕骨に相当する胸鰭の軸になる骨と関節する。

「皮骨性の肩帯」は腹側正中の間鎖骨に始まり、鎖骨、擬鎖骨などの骨が頭と体幹の境界部に環状に連なって構成され、最も背側で皮骨性の頭蓋に関節する。胸鰭が関節する肩甲烏口骨は擬鎖骨に癒着し、その擬鎖骨がこの一連の骨によって固定されているので、これらの皮骨性要素も肩帯の一部として認識されてきた。しかし、この一連の骨の本来の意義は、体幹筋の前端の付着部を提供し、鰓室の後壁となり、頭部一体幹移行部を補強する構造であって、皮骨性の頭蓋と同じく鱗が変形してできるものであろう (Jarvik, 1980)。上腕骨との関節をもつ内骨格性肩帯こそが本質的な肩帯であって、「皮骨性肩帯」に偶発的に癒着したと考えるのが自然なように思われる。一方の腰带には皮骨性要素はなく、魚類の腰带は皮下に埋もれているにすぎない。

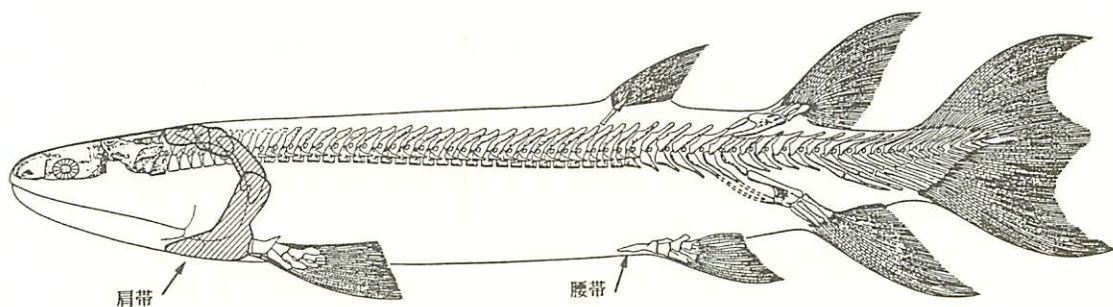


Fig. 6. Side view of *Eusthenopteron foordi*. "Dermal shoulder girdle" between the cranium and the trunk is indicated by shading. Note the pelvic girdle which has no bony connection to the axial skeleton (Slightly modified from Jarvik, 1980)

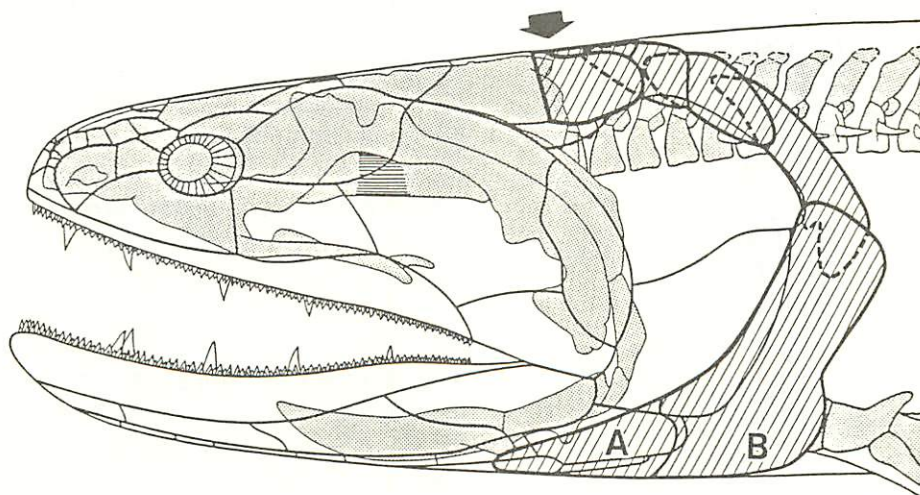


Fig. 7. Shoulder girdle of *Eusthenopteron*. Shaded series of the dermal elements is anchored to the cranium at the dorsal end. An arrow indicates the articulation between the "dermal shoulder girdle and the cranium" (Cranial skeleton based on Bjerring, 1979)

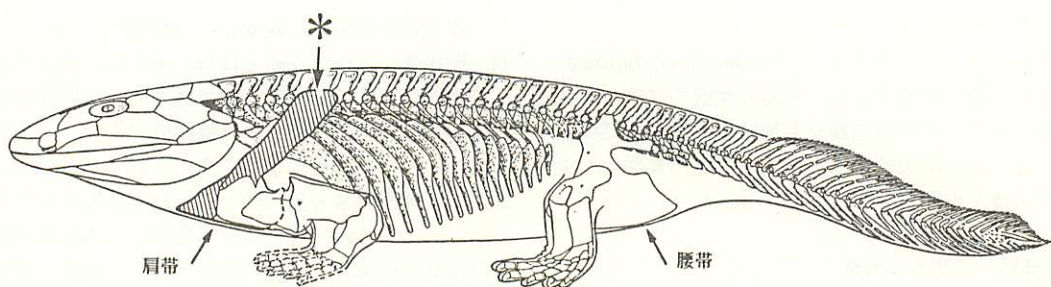


Fig. 8. Skeleton of the *Ichthyostega*. Dermal elements are indicated by shading. The girdle lost the connection to the cranium. Note the expansion of the scapulocoracoid. (*) indicates the dorsal tip of the cleithrum (Slightly modified from Jarvik, 1980)

い(図6)。

「皮骨性肩帯」といならわされてきた構造は皮骨性の頭蓋冠と近縁のもので、両生類以降の系統発生の経過では、真の肩帯の発達にともない内骨格性の肩甲骨や烏口骨に置き換えられてほとんど消失する。基本的な形態が保たれているにもかかわらず構成要素が置換されるのは、肩帯の筋が肩関節に直接関与している骨に付着を求めた結果であろうか。このような、上陸以後の変化を考慮すると「皮骨性の」という但し書き付きにしても「肩帯」という用語は不適当なのではあるまいか。

哺乳類でもその最後のなごりとして鎖骨をもつものがあり、その場合、頭蓋冠と鎖骨だけが膜性骨として発生することも上述の考えの基盤となっている。また鎖骨頭蓋異形成症というヒトの先天性異常の場合、鎖骨と頭蓋冠の形成が同時に阻害されるという(高橋,

1986)が、上述の考えとの間に因果関係があるのだろうか。

10. 鰭から肢へ—姿勢制御から支持装置へ

デボン紀に最初の両生類が出現し、脊椎動物は棲息領域を陸へ拡大した(図8)。そのためにいくつかの身体構造の大変化が行なわれた。なかでも呼吸器と運動器の負担は大きかった。ここでは運動器の大変革について考察してみよう。

水中では、水の比重が大きいのので排水量に匹敵する浮力も大きく、身体支持のために特別な構造は必要としない。ところが、陸上では身体の周囲にあるのは大気であり、その浮力は身体の実質にはほとんど貢献しない。つまり、上陸しようとする生物は身体を支えるための骨格を必要とする。具体的な詳細はやや異なるが、現生のトビハゼなどでも陸上での移動、身体の実質には対鰭が使われる。デボン紀の総鰭類も対鰭を改変して支持・移動構造を実現した。

総鰭類の胸鰭と腹鰭(図6)を、陸上で四肢として活用するには問題がある。まず、胸鰭では「皮骨性肩帯」と頭蓋の関節が障碍になる。イモリなどの歩行では、特に速度が大きくなるほど身体を左右にくねらせる度合いが増す(図9)。総鰭類の胸鰭は肩帯に関節するので、肩帯の皮骨性の部分と皮骨性の頭蓋とのつながりを保持したままでは、歩行時に頭部も左右に激しく振れることになって都合が悪い。そこで、「皮骨性肩帯」を頭蓋冠から切り離さなければならない。事実、現生の陸棲脊椎動物に肩帯と頭蓋の連結は残っていないし、現在知られている最古の四足動物、イクチオステガ(*Ichthyostega*)でもすでに擬鎖骨と頭蓋と間の骨を失っている(図8)。

一方、腹鰭(後肢)の方では、水中生活主体の総鰭類の腰带は、いわば皮下に浮いた構造で、陸上での重力に抗して体幹後半を支えることはできない。そこで、腰带の要素は背側に突起を延ばし、肋骨が変形したも

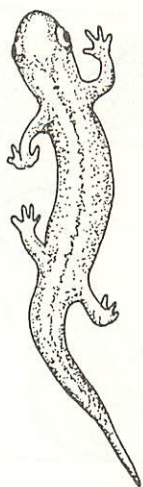


Fig. 9. Gait of the recent urodele. The trunk is undulated for the locomotion (Slightly modified from Cohen, 1988).

のと関節して体幹骨へ骨性の付着を獲得する。

結果的に、元来頭蓋と関節していた肩帯は独立の構造に、逆に体幹骨格と独立していた腰帯が体幹骨と関節するという上陸以前とはまったく逆の関係になってしまう。そして、この時、前肢操向、後肢推進の基本形が決定し、のちの人類の後肢による直立二足歩行の伏線が、すでにこの時、設定されていたことになる。

謝辞

本稿は第92回化石研究会例会講演の要旨をもとにまとめたが、このような茫洋とした講演を容認してくださった化石研究会事務局に感謝する。本稿の一部の基礎になる資料や発想のきっかけを提供して頂いた方々を以下に列記して謝意を表する。Erik Jarvik, Hans C. Bjerring 両教授(スウェーデン国立自然史博物館古生物学部門)、加藤寛一郎教授(東京大学工学部航空学科)、太田善博博士(旭川医科大学生理学講座)。また、新潟大学医学部解剖学第1講座の各位にも御助力を頂いたことを記して稿を終る。

文 献

- Affleck, R.J. (1950): Some points in the function, development and evolution of the tail in fishes. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 120, 349-368.
- Balfour, F.M. (1876): The development of elasmobranch fishes. *J. Anat. Physiol.*, 11, 128-172.
- Balinsky, B.I. (1935): Experimentelle Extremitäten-induktion und die Theorien des Phylogenetischen Ursprungs der paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. *Anat. Anz.*, 80, 136-142.
- Berill, N.J. (1955): *The Origin of Vertebrates*. Oxford University Press, Oxford.
- Bjerring, H.C. (1984): Major anatomical steps toward craniatedness: A heterodox view based largely on embryological data. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4, 17-29.
- Cohen, A.H. (1988): 5. Evolution of the vertebrate central pattern generator for locomotion. Cohen A.H., et al., eds., *Neural control of Rhythmic Movements in Vertebrates*, 129-166. J. Wiley & Sons., New York.
- Flood, P.R., Guthrie, D.M. & Banks, J.R. (1969): Paramyosin muscles in the notochord of amphioxus. *Nature*, 222, 87-88.
- Gegenbaur, C. (1865): *Untersuchungen zur Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*. 2, Jena.
- Jarvik, E. (1980): *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. 1. & 2. Academic Press, London.
- Jeffries, R.P.S. (1967): Some fossil chordates with echinoderm affinities. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 20, 163-208.
- Lagler, K.F., Bardach, J.E., Miller, R.R. and May Passino, D.R. (1977): *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York.
- Orton, J.H. (1913): The ciliary mechanisms of the gill and the mode of feeding in amphioxus, ascidians and *Solenomya togata*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 10, 19-49.
- Ritchie, A. (1964): New light on the morphology of the Norwegian Anaspida. *Skr. norsk Vidensk Akad. Mat-naturv.* Kl. 14, 3-35.
- Romer, A.S. (1933): Euripterid influence on vertebrate history. *Science*, N.Y., 78, 114-117.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. (1977): *The Vertebrate Story*. 5th. ed. University of Chicago Press, Chicago.
- Smith, H. (1939): *Studies in the Physiology of the Kidney*. University of Kansas Press, Lawrence.
- 高橋栄明 (1986): V. 先天性骨系統疾患と奇形症候群, 寺山和雄他編 標準整形外科学 第3版, 235-248, 医学書院, 東京.

abstract

History of the locomotor apparatus of vertebrates —From paired fins to four limbs—

Tadasu K. Yamada

Department of Anatomy, Niigata University, School of Medicine

Key words: vertebrate locomotion, paired fins, limbs, limb girdles, phylogeny

Mode of locomotion in early vertebrates, evolution of the paired fins and their transition to the four limbs are discussed.

Locomotion of the earliest group of vertebrates was achieved by undulation of their body. Median unpaired fins were the only apparatus to refine their movements in water.

Reversed heterocercal tail of most of the fossil agnathans produced upward thrust which rivaled, or overcome when ascending, the specific gravity of the body. Anaspids may have had good command of swimming, judged from their spindle shaped body and paired lateral fin fold. Heterocercal tail of bottom dwelling ostracoderms was to exceed the unfavourable lift produced by the dorsally convex body form.

Establishment of the articulated jaws in the earliest gnathostomes, in the Silurian, corresponded with development of the paired lateral fins. This must have much to do with the adjustments against pitching, or elaborating their maneuverability in water. Two pairs of the horizontal fins were developed, one just posterior to the gill chamber and the other cranial to the anus.

These horizontal stabilizer/adjuster are most effective if the distance between these fins and the center of gravity of the body are large enough. On the other hand, positions more rostral to the gill or more caudal to the anus are not acceptable, because the lateral paired fins were derived from the trunk musculature and should be anchored to more stable part of the body. The anterior pair adhered to the inner surface of the "dermal shoulder girdle", whereas the posterior pair found its position just cranial to the anus.

Devonian invasion of the land by the vertebrate forced them to modify their respiratory and locomotor systems. Since body weight is supported by the surrounding water, no special supportive structure of the body is necessary for the fishes. On the contrary, substantial support is inevitable for the terrestrial life. Devonian amphibian and their successors modified the paired fins to meet this purpose. To ensure the independent movement of the skull from the fore limbs, the shoulder girdles lost their connection to the skull. That is, trunk weight of the cranial half was transmitted to the girdle through the muscular connection. During the process of the refinement the dermal elements of the shoulder girdle were expelled by the expanding endoskeletal scapulocoracoid. The pelvic girdle, originally "floating" in the soft tissue, on the contrary, established bony connection with the ribs to make sturdy framework. Now, quadruped vertebrates emerged on land.

Acknowledgements: Special thanks are due to Profs. Erik Jarvik and Hans C. Bjerring, Swedish Museum of Natural History, for permitting the modification and usage of their figures. Thus, figs. 6, 7 and 8 were drawn by Mr. Lennart A. Andersson of the same institution.