

## 論文の内容の要旨

農学国際専攻

平成26年度博士課程進学

氏名：郡司芽久

指導教員：遠藤秀紀

論文題目 Evolution of musculoskeletal structure of neck in artiodactyls

(偶蹄類における頸部筋骨格構造の進化)

本博士論文は、哺乳綱偶蹄目に着目し、首の長さや機能の多様化をもたらす形態学的メカニズムの解明に取り組んだ。本論文の第1章では、脊椎動物の頸部進化に関する過去の研究を総括し、本研究の着眼点について論じた。四足動物の頸部は、脊椎動物の水中から陸上への進出に伴い、四肢や肺と共に獲得された構造である。首の獲得により、胴体とは独立に頭を動かすことが可能になった。頭には、感覚器官や摂餌器官があるため、頭の位置決定は認知や採食と密接に関わる。したがって、頭の位置や向きを決定付ける首の構造と運動機能は、四足動物の認知行動、採食行動の多様化と関連して進化してきたと考えられている。首の進化を理解することは、脊椎動物がいかんして多様な環境に適応してきたかを理解する上で非常に重要である。

本論文の主題である頸部の伸長は、進化生物学において注目されているテーマの1つである。首が長い動物は、様々な分類群で何度も独立に進化してきたため、首の伸長をもたらす進化圧については様々な研究が行われてきた。しかしながら、首の筋骨格構造に関する研究事例は極めて少なく、頸部の長さや機能と構造の関係は不明瞭である。そこで本研究は、偶蹄目の中でも特に首の伸長進化が確認されるグループである、キリン科、ラクダ科、ウシ科に焦点を当て、それぞれの科において筋骨格構造を詳細に記載した。系統的に近いグループ間で首の長さや機能と構造との関係を明確にすることで、首の多様化をもたらす機能形態学的メカニズムを解明し、偶蹄目における首の進化の全容解明を目指した。

第2章では、偶蹄目ウシ科の中で最も多様化したグループの1つである「ブラックバック族」に着目し、首の長さが異なる近縁種間において、頸部骨格構造を定量的に比較した。アメリカ自然史博物館に収蔵されているブラックバック族の骨格標本73個体(10属14種)を用いて、個体ごとに頸椎、胸椎、腰椎、仙椎の椎体長をノギスで計

測した。本研究ではまず、同族の中で最も首が長いゲレヌク (*Litocranius walleri*) に焦点をあて、成長段階の異なる8個体の骨格標本から、ゲレヌクの頸部骨格の成長様式を算出した。次に、他の13種の骨格標本の計測値から、ゲレヌク以外のブラックバック族が共通してもつ頸椎椎体長の相対成長パターンを推定した。これらを比較した結果、ゲレヌクを含むすべての種において頸椎椎体長の成長率は一定であり、首の長さの変化は頸椎の成長速度の差によって生じているわけではないことが示された。また、ブラックバック族における首の長さの多様性は、全ての頸椎の椎体長が一律に変化することで達成されていることが明らかになった。一定の成長率で全頸椎の椎体長が一律に変化することは、筋肉や血管系、神経系の総体的な位置関係を維持し、首の長さの変化に伴う構造的変化を最小限に抑えることに貢献していると推察された。本章では更に、ゲレヌクの椎骨形態を記載し、長い首をもつ近縁種であるダマガゼル (*Nanger dama*)、首の伸長が確認されない近縁種であるトムソンガゼル (*Eudorcas thomsonii*) の椎骨形態と比較した。その結果、首の長い2種間で共通した形態学的特徴は少なく、ゲレヌクの頸椎は近縁種とは異なる形態学的特徴を多数有することが明らかになった。本研究では、採食時に後肢で立ち上がった起立姿勢をとるというゲレヌク特有の行動を踏まえ、ゲレヌクの頸椎形態の機能的解釈を試みた。

第3章では、偶蹄目の中でも際立って長い首をもつキリン (*Giraffa camelopardalis*)、ヒトコブラクダ (*Camelus dromedarius*)、アルパカ (*Vicuna pacos*)、リヤマ (*Lama glama*) の4種において、頸部筋構造の記載を行った。本章では、シカ科のニホンジカ (*Cervus nippon*) の頸部構造を基準とし、比較解剖学的手法を用いて、頸部伸長に伴う筋構造の適応進化の解明を目指した。筋構造の比較の結果、長い首をもつ4種に共通する特異的筋構造は確認されなかったため、偶蹄目における頸部伸長に伴う筋構造の派生的変化を一般化することはできなかった。一方で、前肢と頸部を繋ぐ上腕頭筋と頸腹鋸筋では、キリン、アルパカ、リヤマに共通した構造が確認された。ヒトコブラクダとニホンジカでは、これらの筋肉は、頭部・前位頸椎・後位頸椎へ終止したが、キリン、アルパカ、リヤマでは後位頸椎のみに終止していた。頸腹鋸筋は、肩甲骨と頸椎をつなぐ筋肉で、体幹を両前肢の間に吊り下げるという機能をもつ。キリン、アルパカ、リヤマの頸部は、長いだけでなく、背側部にまっすぐ持ち上がった挙上姿勢を示す。したがって、これらの種では頸部が挙上し、前位頸椎が肩甲骨より背側部に位置している。長く挙上した頸部をもつ種では、頸腹鋸筋のうち前位頸椎に終止する筋束は、体幹を持ち上げる力を発揮せず、本来の機能を果たすことができないため、進化の過程で失われた可能性が示唆された。

また、頸部を挙上・側屈する役割をもつ板状筋と頸最長筋において、キリン特有の構

造が確認された。これらの筋肉は、キリン以外の4種では横突起に終止していたが、キリンでは前関節突起に終止していた。頸椎は、後部に隣接する椎骨の椎頭中央部を中心として回転運動を行う。そのため、筋肉の終止位置が横突起から前関節突起へ変わることにより、筋肉が発揮する力のモーメントアームおよびテコの腕の長さが増加することが推察される。このことから、キリンは、頸部の挙上、側屈を効果的に行うことができる筋構造を獲得していることが示唆された。更にキリンでは、これらの筋肉が終止する位置に、コブ状の隆起が観察された。この隆起は、オスの方がメスに比べて明らかに発達し、明確な雌雄差が見られた。また、メスでは年齢による変化が見られなかったのに対し、オスでは加齢に伴って隆起が発達することが明らかになった。このことは、板状筋および頸最長筋が、キリンの繁殖行動に関連している可能性を示す。キリンは、メスを巡ってオス同士が首をぶつけて闘う「ネッキング」という特殊な闘争行動を示すことが知られている。ネッキングを行う際、頸部の挙上や側屈は重要な動きであるため、板状筋・頸最長筋の終止の変化は、ネッキングに対する適応である可能性が示唆された。

第4章では、現生哺乳類で最も首が長い種であるキリンに注目し、解剖学・形態的手法を用いて、キリンの頸胸境界部における特殊な骨格構造の進化的・機能的意味を明らかにした。過去の比較骨学的研究により、キリンの第七頸椎と第一胸椎は、近縁で首の短いオカピ (*Okapia johnstoni*) の第六頸椎と第七頸椎とよく似た形態学的特徴を有することが報告されている。しかしながら、第一胸椎は左右に肋骨が関節するため、単なる胸椎の1つであると見なされ、椎骨形態の特殊性については未解明なままであった。そこで本研究では、キリンの特殊な第一胸椎の運動機能を解明するために、キリンとオカピの死体を人為的に動かし、首の背腹方向の運動時における各椎骨の可動性を算出した。その結果、キリンの第一胸椎は、他の胸椎に比べて明らかに高い可動性をもつことが確認された。また、キリンとオカピの頸胸境界部の筋骨格構造の比較を行ったところ、キリンの第一胸椎周囲では肋骨の関節位置が変化し、肋骨による可動制限が最小限に抑えられていることが明らかになった。また、キリンでは、首を腹側に引き下げる役割をもつ頸長筋の付着位置が変化し、第一胸椎を能動的に動かす仕組みが確認された。これらの結果から、キリンでは、筋骨格構造の変化によって、本来胴体の一部である第一胸椎が高い可動性をもち、8番目の「首の骨」として機能していることが示唆された。キリンにおいて8番目の「首の骨」の獲得は、高いところの葉を食べる、地面の水を飲む、というキリン特有の相反する2つの要求を同時に満たすことを可能にしたと考えられた。

さらに本章では、マウスを用いた発生学的実験により得られた知見を踏まえ、キリンにおける特殊な筋骨格構造に関して、遺伝学的・発生学的な視点からも議論を行った。

過去の実験発生学的研究では、後位頸椎および前位胸椎の形態形成に関与する遺伝子は *Hox-5* 遺伝子と *Hox-6* 遺伝子であることが報告されている。また、これらの遺伝子に変異が生じた場合、第六頸椎から第一胸椎の椎骨形態が前後にシフトすることが知られている。また、マウスで得られた知見を踏まえると、頸胸境界部におけるキリン特有の骨格形態は、体節中胚葉由来領域でのみ観察され、側板中胚葉由来領域ではほとんど確認されなかった。近年の研究により、*Hox* 遺伝子は体節中胚葉と側板中胚葉で独立して発現することが明らかになってきた。第一肋骨および四肢骨は側板中胚葉由来であり、他の肋骨と椎骨は体節中胚葉由来である。したがって、体節中胚葉における *Hox* 遺伝子の変異は、椎骨形態には強く影響するが、第一肋骨および四肢骨の形態形成には関与しないと考えられる。本論文では、キリンの特殊な第一胸椎は、体節中胚葉における *Hox-5* 遺伝子あるいは *Hox-6* 遺伝子の発現パターンの変化を通じて進化してきた可能性を提示した。

第5章では、第2章から第4章の研究結果を踏まえ、偶蹄類における頸部伸長進化の全体像をまとめ、本論文の総括を行った。また、奇蹄目、食肉目における首の伸長進化にも言及し、頸部伸長進化に必要な形態進化的条件について論じた。さらに、竜脚類や首長竜類を扱った古生物学的研究を総合し、脊椎動物全般における首の伸長進化について議論を行った。