

(続紙 1)

京都大学	博 士（理 学）	氏名	富澤 佑真
論文題目	Reconstructing Locomotor Evolution in Hominids through Variability of Serially Repeated Skeletal Structures (連続反復骨格構造における要素間の変異性から推定するヒト科におけるロコモーション進化)		
(論文内容の要旨)			
ヒトと大型類人猿を含むヒト科では、移動運動様式において顕著な多様化が認められるが、化石資料が欠如しているため、その進化史の多くは未解明である。大型類人猿は懸垂移動や垂直登攀など体幹直立を伴う移動運動を共通して行い、さらにはゴリラとチンパンジーがナックル歩行という独特な四足移動を行うことから、節約性の原理に基づき、ヒトとアフリカ類人猿の共通祖先が現生大型類人猿的な移動運動をしていたとする仮説がある。この仮説は、移動運動に関連する大型類人猿間の類似した骨格特徴が相同であるかを判定することで検証できるが、研究者の間で意見は収斂していない。椎骨などの連続反復構造では、構成要素間で機能的要求と形態形成にかかわる遺伝的背景に差異があることが知られている。そのため、それら構成要素間の形態変異（以下では要素間変異と呼ぶ）は、単体の骨要素に現れる形態特徴よりも、形態進化の解析においてより有用であると考えられる。そこで本研究では、中足骨と腰椎の要素間変異に着目した。 対象種はヒト科4属（ヒト、チンパンジー、ゴリラ、オランウータン）、テナガザル属、ニホンザルである。テナガザルについては中足骨のみを分析した。コンピュータ断層撮影装置と三次元表面スキャナーを用いて中足骨と腰椎の表面形状を三次元的データとして数値化した。この形態情報を効果的に集約し比較するため、解剖学的特徴点によらない幾何学的形態測定法を用いた。その後、得られた形態データを主成分分析により解析し、主成分得点をもとにしたメタ指標により系統シグナルと連続反復構造の要素間変異を評価した。 中足骨の分析においては、第一中足骨が機能的に特殊化しやすいと考えられているにもかかわらず、系統シグナルは第一中足骨で高く、他の中足骨では低い値を示した。この高い系統シグナルは、二足歩行を含むヒト科の移動運動の多様化において系統的慣性が強く影響したことを示唆した。チンパンジーとゴリラの中足骨は、第三中足骨の骨幹が他の外側中足骨と異なった造を持つ点において類似していた。一方で、第五中足骨については、チンパンジーで独特な構造が認められた。アフリカ類人猿間で要素間変異パターンに違いが見られた点は、外側中足骨での低い系統シグナルも考慮すると、チンパンジーとゴリラの移動運動において異なる機能的要求が存在すると考えられた。 第一腰椎から最終腰椎までの要素間変異を定量化したメタ指標分析では、共に大型類人猿であるオランウータンとアフリカ類人猿の類似性よりも、オランウータンとヒトの類似性が顕著であった。一方で、アフリカ類人猿は、互いに類似した傾向を示した。ヒトとオランウータンにおけるメタ指標の類似性は、両種の移動運動様式が大きく異なることを踏まえると、収斂進化の結果ではなく、両種が祖先的な要素間変異を維持している結果だと考えられた。したがって、チンパンジーとゴリラの類似性は、地上四足移動に関連した適応として平行的に進化したと考えられた。こうしたヒト科における要素間変異の差異は大型類人猿における体幹直立への腰椎の適応が収斂進化の結果であることを示唆するものである。 以上の結果をまとめると、中足骨と腰椎における要素間変異は、アフリカ類人猿に比べるとヒトの方が祖先的であり、チンパンジーとゴリラのそれは祖先的狀態から逸			

脱していると結論できた。このことは、ヒトとアフリカ類人猿の最終共通祖先は、ナックル歩行を含め、現生大型類人猿に見られる特殊な移動運動に特殊化していなかった可能性を示唆した。

(論文審査の結果の要旨)

ヒトと現存するアフリカ類人猿系統の分岐前後の様相については、化石証拠の不足により多くが未解明である。移動運動様式において大型類人猿は懸垂移動や垂直登攀など体幹直立を伴う移動運動を共通して行う点、さらにゴリラとチンパンジーがナックル歩行という独特な四足歩行を行う点から、節約性の原理に基づき、ヒト・大型類人猿の共通祖先は、体幹直立型運動に特殊化しており、その後、ヒトとアフリカ類人猿の共通祖先はナックル歩行に特殊化したとする仮説がある。しかしながら、この仮説に対しては、二足歩行適応の初期段階にあるアルディピテクス・ラミダスの骨格分析、ゴリラとチンパンジーにおけるナックル歩行関連の骨格特徴の相同性検証から批判が存在する。

申請者は現生ヒト科の運動器に見られる特徴を新たな視点から分析した。骨格の特徴比較では、分析の容易さから、単体の骨要素間での比較が一般的に行われるが、そうした比較がしばしば平行進化によって攪乱されることは経験的に知られている。そこで、申請者は、類似した骨要素が連続的に現れそれらが一体として運動機能を担う連続反復構造に着目し、その構成要素間の形態変異を分析した。具体的には、現生ヒト科4属とその外群を対象に、中足部を構成する5本の中足骨の骨幹部と全腰椎に現れる要素間変異を調査した。

中足骨の分析においては、骨幹の形状を三次元的に計測し、それを形態地図法によって二次元展開し、フーリエ変換と主成分分析により形態情報を集約した後、中足骨間の変異パターン、各中足骨における系統シグナルを分析した。その結果、第一中足骨が機能的に特殊化しやすいという一般的認識と異なり、サイズ要素を除いた場合、系統シグナルは第一中足骨が格段に高いことが判明した。このことは、二足歩行を含むヒト科の移動運動の多様化において、第一中足骨の骨幹は保守的な形態変異パターンを維持していたことを示唆した。チンパンジーとゴリラは、第三中足骨の骨幹が他の外側中足骨と異なった構造特徴を持つ点において類似していた。一方で、チンパンジーは第五中足骨について独特な構造特徴を示した。アフリカ類人猿間に見られた要素間変異パターンの違いは、外側中足骨での低い系統シグナルを考慮すると、チンパンジーとゴリラの中足部が異なる機能的要求に応えた結果であると考えられた。

第一腰椎から最終腰椎までの要素間変異に関する研究では、全体表面形状の三次元データを集約するため、平均腰椎モデルを変形近似させる方法を用い、その変形パラメータを分析対象とした。パラメータの主成分分析結果から、要素間の均質性と多次元空間における要素間変異の近似ベクトルを計算し、腰椎数が異なる種間での変異を定量化し比較可能にした。その結果、アフリカ類人猿は、互いに類似した傾向を示した。しかし、オランウータンは、アフリカ類人猿と異なる一方、ヒトとの強い類似性を示した。ヒトとオランウータンにおけるメタ指標の類似性は、外群であるニホンザルの変異パターンの比較から、祖先的な要素間変異を維持している結果であり、すなわち、チンパンジーとゴリラの類似性は、平行進化の結果によると考えられた。

本申請論文は、連続反復構造という新しい視点と詳細な幾何学的形態分析法を用いて、これまで気付かれていなかったアフリカ類人猿の骨格構造における変異、平行進化によって現れていると考えられる類似点を明らかにした。特にアフリカ類人猿の腰部に見られる特徴が平行進化によることを示す結果は、ナックル歩行の起源をめぐる議論に強い影響を与えられられる。

よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、令

和7年1月10日に論文内容とそれに関連した口頭試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： 年 月 日以降