

論文内容の要旨

Structural analysis of ornithopod skulls using finite element method – reconsideration of their feeding mechanisms

(有限要素法を用いた鳥脚類恐竜頭骨の構造解析-摂食メカニズムの再考)

大橋智之

恐竜は陸上脊椎動物の進化の中で、中生代に汎世界的に繁栄していた爬虫類の 1 グループである。彼らはその進化の中で形態、食性などを多様化させていた。恐竜を含む爬虫類は基本が肉食であるが、恐竜の系統の中には植物食に適応していた仲間が数多くいた。鳥盤類（鳥盤目）の鳥脚類はその中でも、顎や歯の形態、顎の動きを特殊化させて口での植物の分解・すり潰しを効率よく行っていたグループである。彼らは(1)歯の数を増やし、また隣り合う歯同士が密接に生え、生え変わりの歯も植物をすり潰すために用いていた「デンタルバッテリー」と呼ばれる歯の構造を獲得し、(2)植物をすり潰すために顎の動きを特殊化していたことがこれまでの形態学的な研究から示唆されている。(2)に関して、恐竜などの爬虫類は、哺乳類と顎の関節の仕方が異なり、下顎は単純な上下運動のみが基本である。この動きでは植物を噛み切ることはできるが、口内でより細かくすり潰す「咀嚼」をすることは困難である。しかしながら鳥脚類では上顎や頭骨（本研究では「頭骨」は下顎を含まない）の一部の骨が、口を閉じた際に下顎によって押し上げられ、左右それぞれ外側へ動いていたことがこれまでの研究から推定されている。この動きは「Pleurokinesis（側方向運動）」と呼ばれ、上顎の骨や頭骨の一部の骨とその他の頭骨の関節面の構造やその関節の仕方から提唱されている。これらの骨同士の関節面が Pleurokinesis に関する箇所では、滑らかな面から成り、骨同士の可動性が強く示唆されている。この可動性に基づく骨の動きによって上顎がそれぞれ左右にずれて、下顎と上顎の歯同士が擦り合わさることになり、植物を咀嚼することが可能となったと考えられている。この Pleurokinesis はこれまで、頭骨の骨同士の関節の仕方など形態学的な側面から推定されていたが、構造力学的側面からの解析はなされておらず、Pleurokinesis のような動きがあることの頭骨構造上のメリットや、歯の噛み合わせの面（咬耗面と呼ばれる）にどのような負荷が加わり、それが植物をすり潰すことにどのような影響があったのかについて明らかになっていない。そこで本研究では Pleurokinesis が頭骨構造にどのような影響を与えていたのか、効率的な咀嚼運動をどのようにサポートしていたのかについて、構造力学的観点からの解析を試みた。

本研究では、Pleurokinesis の力学的機能を明らかにするため、国立科学博物館所蔵の鳥脚

類恐竜ヒパクロサウルス *Hypacrosaurus stebingeri* (NSM PV 20378) の亜成体頭骨を用いて解析を行った。ヒパクロサウルスは白亜紀後期に北米に生息していた鳥脚類ハドロサウルス科の1種で、亜成体を利用することにより基本的な頭骨構造における Pleurokinesis の影響の推定が可能となる。そこで、このヒパクロサウルスの亜成体標本の頭骨を有限要素法 (Finite Element Method; FEM) によって解析を行った。有限要素法では、数値解析シミュレーションにより物体内の応力や変形が詳細に解析できる。これまでにバイオメカニクス分野で多くの研究例があり、古生物学や古脊椎動物分野でも有限要素法を用いた研究がある。構造解析の手法として確立されているので本研究でもこれを用いて解析を行った。ヒパクロサウルス頭骨を石油ガス・金属鉱物資源機構 (JOGMEC) の研究所にて CT スキャンをかけ、3次元画像データを得た。この3次元画像データから3次元モデルを構築し、このモデルを東京大学生産技術研究所基礎系部門吉川研究室の有限要素法汎用コード VOXELCON2005 (Quint Corp., JAPAN) で解析を行った。

爬虫類が食物を摂取するために顎を動かして食物を分解する動きは、基本的に以下の3つのステップからなる。(1)頭骨と下顎を結ぶ顎筋群が収縮する、(2)顎関節 (頭骨の方形骨と下顎の関節骨の関節部分) を支点にして、筋肉の収縮により下顎が上向きに回転する、(3)上下の歯の間にある食物が潰される (噛み切られる)。本研究ではこれらのステップを解析の際の境界条件として用いた。すなわち(1)顎筋群の頭骨との接着部位から筋肉の伸びる方向へ荷重をかける、(2)方形骨の顎関節面を固定する、(3)仮想的な食物を上顎骨歯の下に設置するという境界条件を設定した。また、物理的境界条件としてヤング率やポアソン比といった物的特性は、先行研究で用いられている脊椎動物の骨格が持つ数値を本研究でも用いて解析を行った。

これまでに古脊椎動物の頭骨の構造解析では、解析する頭骨を1つの均質な物体として扱っている。この場合、均質な物体とはヤング率が全て同じであることを意味している。本研究でも最初に頭骨のどの部位に応力が分布するかを観察するために、頭骨を均質な物体として扱うモデルで解析を行った。このモデルを Rigid model とした。Rigid model では頭骨は均質な物体なので、「緩い」関節部位の可動性は考慮されていない。しかし鳥脚類の Pleurokinesis では、可動性が示唆されている。この可動性を考慮するために、本研究では新たに、可動性が示唆されている関節部分のヤング率を低く設定することによって、その部分の可動性を近似する手法を確立した。このモデルを Suture model とした。本研究では解析の諸条件(2)、(3)の値および Suture model のヤング率の値は、負荷の分布など力学的影響がより改善されるものが最適であるという作業仮説をたて、それぞれの値を変更した数種類のモデルで解析を行い、より改善されているモデルについて検証した。

Rigid model の解析結果からは (図1)、頭骨内に分布する応力は、頬骨と後眼窩骨、方形頬骨と方形骨、方形骨と鱗状骨という骨同士の関節部分に強く集中することがわかった。これらの応力集中の観察された関節部位は、形態学的観察による Pleurokinesis モデルでの可動性が示唆されていた関節部位であった。一方で Suture model ではこれら Rigid model で観

察された応力集中が見られず、噛む動きによって頭骨が受ける負荷は、頭骨全体に広がっていることが観察された(図2)。これらのことから、可動性のある関節部位は、Rigid modelで観察された応力集中を緩和させていることが確認された。また Suture model では、上顎骨歯の食物と接する面(咬耗面)に負荷が分布しており、頭骨内に分布する負荷が、歯の部分にもかかっていることが示された。このことから実際には歯の生えている部位(歯列という)で万遍なく食物をすり潰すことができたと考えられる。

Suture modelの結果から、可動性のある関節部分のヤング率が骨のヤング率の 10^{-2} から 10^{-3} のオーダーの時に、負荷の分布がその他のオーダーの時よりも改善されることが示された。可動性のある関節部分の力学的特性はまだ完全に明らかではなく、またそれらが負荷の分布を改善させることだけに適応しているとは言い切れないが、本研究により少なくとも力学的観点からの、可動性のある関節部分の力学的特性の適当な値について推定することができた。

歯列に加わる力について、歯列下面に上向きに加わる反力を測定した結果、Rigid modelよりも Suture modelの方がなだらかな反力の分布を示し、歯列の中央部に力が分布する結果を得た。また、噛ませる仮想的な食物の物的特性を変更した場合でも、Suture modelでは柔らかいものから硬いものまで同様に力が加わっていることが明らかとなった。

本研究で用いた骨の可動性を近似したモデルから、Pleurokinesisという可動性が鳥脚類の頭骨にとって安定した応力分散をもたらしているという頭骨形態の構造的意義について、初めて明らかにできた。また、鳥脚類はこのpleurokinesisという動きを獲得したことにより、より万遍なく歯で食物をすり潰すことができていることが構造力学的側面からも確認することができた。

今後は、鳥脚類に限らず、脊椎動物の頭骨形態の構造的意義について、本研究で用いた解析モデル(顎の動きのモデル化と Suture modelのような可動性を考慮したアプローチ)を、系統的制約と環境的制約による変化と関連させた研究が可能になると考えられる。さらに顎の動きのモデルをこれまでにまだ適用されていない下顎も含めた総合的な頭の動きに応用することが可能である。また縫合線のような関節部位についてより詳細な力学的アプローチの可能性も示唆でき、今後は縫合線自体の解析というマイクロな視点と頭の骨全体の解析というマクロな視点の双方からの研究に繋がっていくことが期待される。

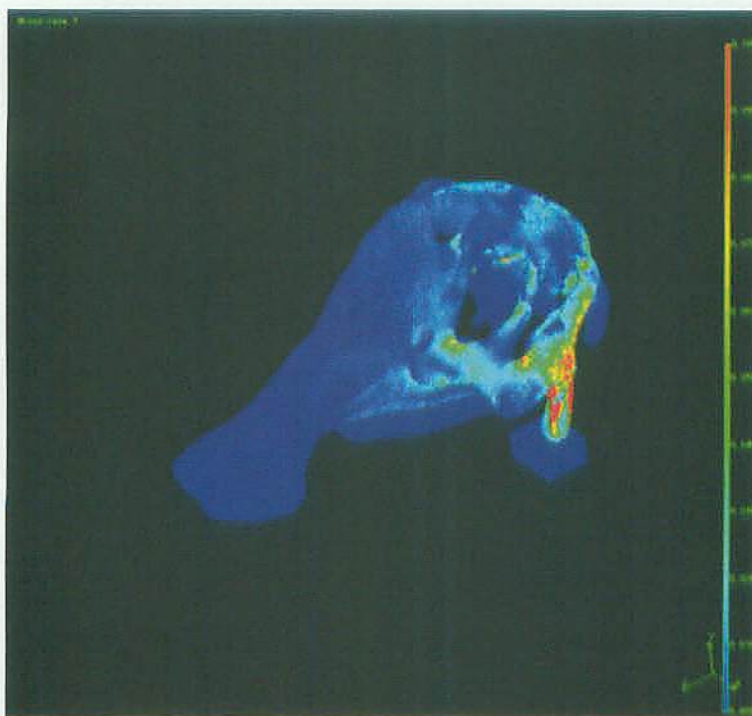


図 1. Rigid model の解析結果. 負荷が頭骨の一部部分に集中しており, 歯の部分への負荷の分布が少ない.

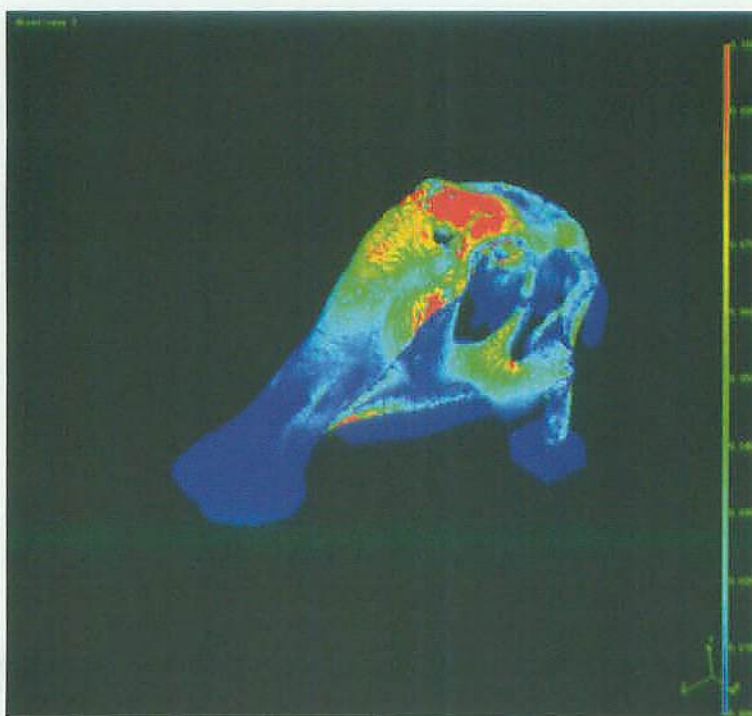


図 2. Suture model の解析結果. 負荷が頭骨の広い範囲に分布しており, 歯にも分布している. 頭頂部に高めの負荷が分布している.