

平成 30 年 5 月 24 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K05324

研究課題名(和文) オルニトミモサウルス類から探る恐竜における特異な収斂進化メカニズムの解明

研究課題名(英文) Study on the unique convergent evolution mechanism in ornithomimosaur dinosaurs

研究代表者

小林 快次 (Kobayashi, Yoshitsugu)

北海道大学・総合博物館・准教授

研究者番号：70400033

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円

研究成果の概要(和文)：デイノケイルスの含気化は、生命史上最も巨大化した動物である竜脚類を超えるものであった。この含気化はデイノケイルスの祖先系の種に見られることから、初期の段階で確立しており、進化とともに含気化が進むことで巨大化を可能としたと考えられる。また、頭骨は、広いくちばし、深い下顎、長い吻部と言った特徴を持つ。これらは採餌と食べ物の細分化を可能とした構造を持っていた。さらに、体内の胃石は円磨度が高く、胃における物理的な消化活動の高さを持っていたと考えられる。脊椎の長い神経棘は、他の恐竜よりもかなり複雑な構造をしている。長い神経棘には複数の機能があり、必要に応じてその機能のウエイトを変えて進化したと考察した。

研究成果の概要(英文)：The degree of pneumatization of the Deinocheirus was beyond sauropods, which is the largest terrestrial animals in the life history. Since this pneumatization is present in a basal form of this group, it was established at the early stage, and this dinosaur group became gigantic by progress of pneumatization along with evolution. Also, the skull has features characterized as a wide beak, a deep lower jaw, and a long snout. They had a structure that made it possible to divide foraging and food. Furthermore, it is thought that gastroliths in the body had a high degree of circularity and had high physical digestive activity in the stomach. Long neural spines have a much more complicated morphology than other dinosaurs. It was considered that long neural spines had multiple functions and evolved by changing the weight of the function as necessary.

研究分野：古生物学

キーワード：進化

1. 研究開始当初の背景

恐竜研究が始まってから約 200 年の間で、何度か研究の歴史を変える大発見が行われてきた。1965 年、ポーランド・モンゴル古生物発掘調査によってデイノケイルス(恐ろしい手という意)という恐竜の肩と腕と多少の他の骨が、白亜紀末のネメグト層(約 7,000 万年前)から発見され、これがその一つである(Osmolska and Roniewicz, 1970)。想像を超える巨大な腕を持つことからこの名前が付けられていたが、この巨大な腕を持つ恐竜から全身の大きさを推定するととてもない大きさであることが想像されていた。そのため、発見以降 50 年近く恐竜界では今世紀最大の謎と呼ばれる恐竜として知られていた。

2006 年に、研究代表者はモンゴルの白亜紀後期から産出されたオルニトミモサウルス類のレビューを行い、デイノケイルスを検証している。分類が不確定だったこの恐竜の特徴を再調査したところ、デイノケイルスはオルニトミモサウルス類に属す恐竜であることを提唱した。ただし、典型的なオルニトミモサウルス類の特徴を持ちながら、非常に原始的な特徴を掛け合わせている変わった進化を遂げたものであることもわかった。しかし、全身骨格が発見されていなかった当時、議論は続いた。

2006 年から 2010 年まで、日本・韓国・モンゴルその他の国際恐竜調査チームにより、モンゴルのゴビ砂漠で恐竜発掘調査が行われ、2006 年と 2009 年に 2 体のデイノケイルスの骨格化石が発見された。この発見は、世界でも注目を浴びることとなり 2013 年の国際学会発表は、ナショナルジオグラフィックでも報道されている。私は研究チームの中核として、発見以降研究を進め、そして 2014 年 10 月、nature 誌に研究成果を報告した(Lee, et al., 2014)。

2. 研究の目的

モンゴルの白亜紀末の地層から発見されているオルニトミモサウルス類デイノケイルス(恐竜類獣脚類)の全貌を明らかにし、その特異な進化のメカニズムを紐解くのが今回の研究の目的である。この恐竜の模式標本は断片的であったため、現在の恐竜研究において最も謎の多い恐竜であることが知られている。私たちは新たに全身骨格を 2 体発見し、2014 年 10 月に nature 誌に論文を出版した。様々な恐竜の長所を収斂進化で獲得した恐竜であることが判明したが、そのメカニズムはまだ解明されていない。今回、「巨大化」「食性」「ディスプレイ」

といった 3 つの視点で、この収斂進化のメカニズムを解明したい。また、この異様な進化の要因とその利点を解明することで、恐竜を初めとする生命がもつ進化の多様性を追求したい。

3. 研究の方法

今回の nature 誌へ掲載された研究成果はこの数年をかけてようやくデイノケイルスの基本情報が揃っただけであるが、その中でも驚きなのは、デイノケイルスが様々な恐竜(竜脚類・ハドロサウルス科・スピノサウルス類)の特徴を兼ね備えた収斂進化の固まりとあって良く、このような恐竜進化の発見例はない。これは、恐竜研究から見た場合、想定範囲を大きく超える異質な進化と言える。本研究では、デイノケイルスを初めとするオルニトミモサウルス類の進化メカニズムとその進化過程を解明し、この異様な進化の要因とその利点を解明していきたい。このことによって、恐竜を初めとする生命がもつ、進化の可能性を追求したい。デイノケイルスの収斂進化においてキーワードとなるのは、「巨大化」「食性」「ディスプレイ」であり、この 3 つを中心に研究を行っていきたい。現在私が考えている仮説は次の通りである。

そもそもデイノケイルスが属すオルニトミモサウルス類は、ある程度骨が含気化され軽量化されている。その軽量化された体を利用して、高い走行性を獲得した恐竜として知られており、恐竜の中でも最も足の速い恐竜である(推定時速 60km)。しかし、その一員であるデイノケイルスが走行性を諦め巨大化の進化を選んだ。軽量化された骨をさらに含気化・軽量化し巨大化する。巨大化に伴い、走行性が失われ行動範囲が狭くなる。あまり動かずに食べ物を食べるために、植物食性の機能を高める。行動範囲が狭いことで、植物が花を咲かせるように、背中に「帆」という飾り(ディスプレイ)を付け、交配相手を見つけるのに役立てた。

この仮説を立証するのに重要なのは、「脊椎骨の含気化の進化メカニズムの解明(巨大化)」「クチバシを含む頭骨の植物食への適応と胃石の解析(食性)」「帆を作っている脊椎の神経棘の構造解析(ディスプレイ)」であると考えられるため、これらを明らかにしていきたい。

4. 研究成果

巨大化については、研究計画にある通りデイノケイルスの標本(特に脊椎)の分析を行

った。その結果、脊椎骨の下部である椎体に激しい含気化は認められず、小型種と同様な状態であった。その一方で脊椎骨の上部に当たる神経弓には激しい含気化が見られている。その含気具合は、生命史上最も巨大化した動物である竜脚類を超えるものであった。この神経弓の含気化はデイクエイルスの祖先系の種（ガルディミムス）に見られることから、その発生の原因は不明なものの、初期の段階で確立していたことが明らかになった。そして、進化とともに含気化が進むことで巨大化を可能としたと考えられる。

デイクエイルスの頭骨の特徴に、広いくちばし、深い下顎、長い吻部が挙げられる。広いくちばしは、植物食性に特化した恐竜であるハドロサウルス科のそれに類似している。このことは採餌の能力が優れていたことを示す。深い下顎には、植物をカットできる縁があり、ケラチン質のくちばしが覆われた下顎で食物繊維をカットし、食べ物を細分化することを可能とした。長い吻部は、開口角度が少なくても、採餌の際十分なスペースを生むことができた。このように採餌と食べ物の細分化を可能とした構造を持っていた。さらに、デイクエイルスの体内に残っていた胃石を分析したところ、円磨度が高く、植物食性であることが解明された。現生の鳥類やワニ類と比較しても、胃における物理的な消化活動の高さを証明し、筋肉の量が多かったことが考えられる。

脊椎の神経棘は、他の恐竜よりもかなり複雑な構造をしている。この構造は先に述べた含気化に関係していると思われる。ただし、その長さは異常であり、他の「帆」を持つ恐竜と同様にディスプレイの機能は持っていたと考えられる。本研究では、長い神経棘には複数の機能があり、必要に応じてその機能のウエイトを変えて進化したと考察した。デイクエイルスに関しては、激しい含気化により神経棘を伸張することが可能となったと考える。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 17 件)

- 1 Tanaka, K., Zelenitsky, D., Therrien, F., Tanaka, K., and Kobayashi, Y. 2018. Nest substrate reflects incubation style in extant archosaurs with implications for dinosaur nesting habits. *Scientific Reports* 8, 3170. doi:10.1038/s41598-018-21386-x (査読あり)
- 2 Iijima, M., Kubo, T., and Kobayashi, Y. 2018. Comparative limb proportions reveal differential locomotor morphofunctions of alligatoroids and crocodyloids. *Royal Society Open Science* 5: 171774. doi: [10.1098/rsos.171774](https://doi.org/10.1098/rsos.171774) (査読あり)
- 3 Iijima, M., Momohara, A., Kobayashi, Y., Hayashi, S., Ikeda, T., Taruno, H., Watanabe, K., Tanimoto, M., and Furui, S. 2018. *Toyotamaphimeia* cf. *machikanensis* (Crocodylia, Tomistominae) from the Middle Pleistocene of Osaka, Japan, and crocodylian survivorship through the Pliocene-Pleistocene climatic oscillations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 496: 346-360. (査読あり)
- 4 Tanaka, T., Kobayashi, Y., Kurihara, K., Fiorillo, A., and Kano, M. 2017. The oldest Asian hesperornithiform from the Upper Cretaceous of Japan, and the phylogenetic reassessment of Hesperornithiformes. *Journal of Systematic Palaeontology*. 1-21. doi.org/10.1080/14772019.2017.1341960 (査読あり)
- 5 Zelenitsky, D., Therrien, F., Tanaka, K., Kobayashi, Y., and Debuhr, C. 2017. Dinosaur eggshells from the Santonian Milk River Formation of Alberta, Canada. *Cretaceous Research*, 74: 181-187. (査読あり)
- 6 Lee, H., Lee, Y., Adams, T., Currie, P., Kobayashi, Y., Jacobs, L. and Koppelhus, E. 2017. Theropod trackways associated with a *Gallimimus* foot skeleton from the Nemegt Formation, Mongolia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 494: 160-167. doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.10.020 (査読あり)
- 7 Chinzorig, T., Kobayashi, Y., Tsogtbaatar, K., Currie, P., Takasaki, R., Tanaka, T., Iijima, M., and Barsbold. 2017. Ornithomimosaur from the

- Nemegt Formation of Mongolia: manus morphological variation and diversity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 494: 91-100. doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.10.031 (査読あり)
- 8 Paulina-Carabajal, A., Lee, Y., Kobayashi, Y., Lee, H., and Currie, P. 2017. Neuroanatomy of the ankylosaurid dinosaurs *Tarchia teresae* and *Talarurus plicatospineus* from the Upper Cretaceous of Mongolia, with comments on endocranial variability among ankylosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 494: 135-146. doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.11.030 (査読あり)
- 9 Nakajima, J., Kobayashi, Y*., Chinzorig, T. Tanaka, T., Takasaki, R., Tsogtbaatar, K., Currie, P., and Fiorillo, A. 2017. Dinosaur tracks at the Nemegt locality: paleobiological and paleoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 494: 147-159. doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.10.026 (*corresponding author) (査読あり)
- 10 Chinzorig, T., Kobayashi, Y., Tsogtbaatar, K., Currie, P., Watabe, M., and Barsbold, R. 2017. First ornithomimid (Theropoda, Ornithomimosauria) from the Upper Cretaceous Djadokhta Formation of Togrogiin Shiree, Mongolia. *Scientific Reports* 7, 5835; doi: 10.1038/s41598-017-05272-6 (査読あり)
- 11 Lü, J., Li, G., Kundrát, M., Lee, Y., Sun, Z., Kobayashi, Y., Shen, C., Teng, F., and Liu, H. 2017. High diversity of the Ganzhou Oviraptorid Fauna increased by a new “cassowary-like” crested species. *Scientific Reports*, 7: 6393. DOI:10.1038/s41598-017-05016-6 (査読あり)
- 12 Takasaki, R. Chiba, K., Kobayashi, Y., Currie, P., and Fiorillo, A. 2017. Reanalysis of the phylogenetic status of *Nipponosaurus sachalinensis* (Ornithopoda: Dinosauria) from the Late Cretaceous of Southern Sakhalin. *Historical Biology*, 1-18. doi.org/10.1080/08912963.2017.1317766 (査読あり)
- 13 Iijima, M. Takahashi, K., and Kobayashi, Y. 2016. The oldest record of *Alligator sinensis* from the Late Pliocene of western Japan, and its biogeographic implication. *Journal of Asian Earth Sciences*, 124: 94-101. (査読あり)
- 14 Jacobs, L., Flynn, L., Kimura, Y., Kobayashi, Y., Wang, X. Qiu, Z., Jin, C., Zhang, Y., Taylor, L., Kohno, N., and Winkler, A. J. 2016. Contributions to vertebrate palaeontology in honour of Yukimitsu Tomida. *Historical Biology*, 28: 1-7. DOI:10.1080/08912963.2015.1049839 (査読あり)
- 15 Chiba, K., Fiorillo, A., Jacobs, L., Kimura, Y., Kobayashi, Y., Kohno, N., Nishida, Y., Polcyn, M., and Tanaka, K. 2016. A new desmostylian mammal from Unalaska (USA) and the robust Sanjussen jaw from Hokkaido (Japan), with comments on feeding in derived desmostylids. *Historical Biology*, 28: 289-303. DOI:10.1080/08912963.2015.1046718 (査読あり)
- 16 Lü, J., Pu, H., Kobayashi, Y., Xu, L., Chang, H., Shang, Y., Liu, D., Lee, Y., Kundrát, M., and Shen, C. 2015. A new oviraptorid dinosaur (Dinosauria: Oviraptorosauria) from the Late Cretaceous of southern China and its paleobiogeographical implications. *Scientific Reports* 5, 11490; doi: 10.1038/srep11490 (査読あり)

17 Chiba, K., Michael J. Ryan, M. J., Braman, D. R., Eberth, D. A., Scott, E. E., Brown, C. M., Kobayashi, Y., and Evans, D. C. 2015. Taphonomy of a monodominant *Centrosaurus apertus* (Dinosauria: Ceratopsia) bonebed from the Upper Oldman Formation of southeastern Alberta. *Palaios*: 655-667. doi: 10.2110/palo.2014.084 (査読あり)

〔学会発表〕(計 34 件)

1. 高崎竜司, 小林快次 2017 演題「胃石の形状に基づいた主竜類の食性推定方法の構築」日本古生物学会(京都府・京都大学)
2. 小林快次 2017 演題「恐竜類の古生態学的研究」日本古生物学会(東京都・早稲田大学)
3. Kobayashi, Y., Chinzorig, T., Tsogtbaatar, K., Barsbold, R. 2015. 演題「A new therizinosaur with functionally didactyl hands from the Bayanshiree Formation (Cenomanian Turonian), Omnogovi Province, southeastern Mongolia」77th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology (Dallas, USA).
4. 小林快次, ツクトバアタル・チンゾリグ, キシグジャヴ・ツクトバアタル, リンチェン・バルズボルド 2015 演題「モンゴルの上部白亜系バラシレ層から発見された二指性のテリジノサウルス類」日本古生物学会(京都府・京都大学)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織
(1)研究代表者
小林 快次
北海道大学・総合博物館・准教授
研究者番号：70400033

(2)研究分担者 ()

研究者番号：

(3)連携研究者 ()

研究者番号：

(4)研究協力者 ()