

令和 2 年 6 月 15 日現在

機関番号：24506

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2016～2019

課題番号：16K05595

研究課題名（和文）竜脚類恐竜Tambatitanis amicitiaeの研究

研究課題名（英文）Study on sauropod dinosaur Tambatitanis amicitiae

研究代表者

三枝 春生（Saegusa, Haruo）

兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・准教授

研究者番号：70254456

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）：日本の前期白亜系産竜脚類恐竜であるTambatitanisの胴体は強く側方へ張り出すことがその肋骨から推測されたが、この特徴は後期白亜紀に繁栄したティタノサウルス類(Titanosauria)と共通していた。また頭骨のうち脳を収める脳函の形態にも両者に類似点が見られた。これら類似性はTambatitanisとティタノサウルス類の共通の祖先に由来する特徴である可能性がある。一方、腸骨内部への気嚢形質の侵入はいくつかのティタノサウルス類にも見られ、その侵入孔の位置もTambatitanisと共通するが、この共通点は一部のティタノサウルスに限られることから、こうした類似性は収斂と考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

白亜紀後期に繁栄した竜脚類であるティタノサウルス類の起源およびそれらに特徴的な形態の進化はまだ不明な点が多いが、日本を代表する竜脚類であるTambatitanisの形質にそれを解くヒントがあることが判明した。今後本研究で明らかになった形質をさらに多くのティタノサウルス類で調査すれば、白亜紀後期の竜脚類の古生態および生物地理の解明に貢献するだろう。Tambatitanisは保存状態の良い竜脚類恐竜であり、普及書やテレビ番組で取り上げられるなど一般の関心も高い。したがって、その研究成果をこれらメディアを通じて広めれば、科学に対する関心を高めることに貢献するだろう。

研究成果の概要（英文）：The morphology of ribs suggest that Late Cretaceous titanosaurs and Japanese Early Cretaceous titanosauriform, Tambatitanis share laterally expanding trunk. Close similarity between them is also seen in the surface morphology of thier braincase. Those similarity between them can be considered as features derived from their common ancestor. Some South American titanosaur and Tambatitanis also share the specific median location of pneumatic foramen and dorsal position of pneumatic cavities in ilium. However, this comonality appears to be the result of convergent evolution.

研究分野：古生物学

キーワード：恐竜 竜脚類 体幹骨格 脳函 含気化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

Saegusa and Ikeda (2014)は、兵庫県丹波市に分布する下部白亜系篠山層群より産出した新属新種の竜脚類恐竜 *Tambatitanis amicittiae* (以下 *Tambatitanis* と呼ぶ) の尾椎、血道弓、脳函、腸骨化石を記載し、特異な形状の尾椎により特徴づけられること、系統解析の結果からティタノサウルス形類 (Titanosauriforms) の中の一分類群であるエウヘロプス科 (Euhelopodidae) に属することを明らかにした。Saegusa and Ikeda (2014) では種の diagnosis が得られた尾椎および腸骨そして脳函の表面構造に関しては詳細に記載を行ったが、脳函および腸骨の内部構造に関しては、適切なCTスキャナの利用ができなかったことにより、その内部構造を他の竜脚類のそれと比較することが出来なかった。一方、肋骨に関してはこれまでの竜脚類の研究でも肋骨は軽視されてきたため、標準的な記載手順がなく、Saegusa and Ikeda (2014) では肋骨はごく簡略に記載するしかなかった。

脳函の内部構造、特に内耳の形態は頭部の姿勢や平衡感覚など機能のみならず系統解析にも重要である。Saegusa and Ikeda (2014) は文献上の比較から脳函の表面形状にはティタノサウルス形類の中で最も派生的なグループであるティタノサウルス類 (Titanosauria) と類似性が認められるとしたが、内耳とう脳函の内部構造にも類似性が認められれば、*Tambatitanis* とティタノサウルス類の近縁性を支持する可能性があった。

腸骨の内部構造に関しては、気嚢から伸びた憩室により形成された気洞 (pneumatic cavity) の形態が問題であった。鳥も含む獣脚類および竜脚類には椎骨を中心として気嚢から伸びた憩室により形成された気洞が発達することが知られているが、この空洞が腸骨においても確認されているのは、ティタノサウルス類の一部にのみ確認されており、さらに憩室が腸骨に入り込む気孔 (pneumatic foramen) が報告されているのは *Tambatitanis* 以外ではアルゼンチン産のティタノサウルス類 2 種だけであった。しかも、このうち一つでは気孔は寛骨臼内にあるとされ、解剖学的に不自然であった。恐竜類における気嚢の進化は鳥類のその起源につながり、正確な解剖学的な知見が求められる。こうしたことから、*Tambatitanis* の腸骨内の気洞の形態 CT による検討のみならず、アルゼンチン産のティタノサウルス類の腸骨の気洞と気孔の再検討が必要であった。

上記のように Saegusa and Ikeda (2014) では肋骨に関しては従来の竜脚類の論文と同様にごく簡略に記載するしかなかった。しかし、博物館で展示する *Tambatitanis* の復元骨格を作成する過程で肋骨の形状からは強く左右に張り出した体幹、特にその腹部の形状が推測された。このような特徴はこれまでティタノサウルス類の特徴であるとされていたが、骨格化石、特に肋骨の特徴をもとにこうした体幹の形状を論じた論文はなかった。体幹の全体の形状と肋骨の形状の関連を明らかにすれば、*Tambatitanis* の復元の妥当性のみならず竜脚類における体幹形態の進化の解明に起用すると期待できた。

上記のような脳函と腸骨の内部構造および肋骨から示唆される体幹の形状は基盤的ティタノサウルス形類よりもむしろティタノサウルス類に見られる特徴であり、*Tambatitanis* とティタノサウルス類関係性の深さを示唆している可能性がある。これらの研究は白亜紀後半における竜脚類の系統関係およびその古生態を解明する上で重要な知見を与えると期待された。

2. 研究の目的

白亜紀中期の日本産竜脚類恐竜である *Tambatitanis* の未記載部分を研究することにより、白亜紀に繁栄した竜脚類であるティタノサウルス形類の系統関係およびその古生態を解明する上で重要な知見を得る。対象とする部分は脳函、寛骨および肋骨の三つの部位である。これらの部位の研究により、ティタノサウルス形類の中で最も派生的であり、最後の竜脚類でもあるティタノサウルス類の起源およびその骨格の機能に関して重要なヒントが得られると期待される。

3. 研究の方法

脳函と寛骨については前者については内耳の構造を、後者については気嚢憩室が入っている気洞の構造を調べるために工業用マイクロCTスキャナにより得られたCT像から内部構造の3D像を作成する。脳函、寛骨、肋骨の表面形状を比較するために、他種の竜脚類骨格化石 (レプリカも含む) から3D像を取得する。その方法は多数の写真から3D像を得るフォトグラメトリー法を用いる。肋骨に関してはさらに3Dモデリングソフトウェアを用いて、肋骨も含めた体幹骨格の復元を行い、肋骨と椎骨の関節状態、肋骨の近位部の形状と体幹骨格全体の形状の関連性を検討する。これらのデータを得るために、北米および南米、東南アジアおよび国内の博物館 (国内開催の恐竜展も含む) において竜脚類骨格化石 (レプリカも含む) のフォトグラメトリー用の写真を多数撮影する。

4. 研究成果

CTスキャンによる脳函の骨内部構造の調査は3度 (うち2回は他の研究資金による) 行ったが、残念ながら組織間のX線吸収度の差異が極めて小さかったために、鮮明な画像が得られず思わしい結果が得られなかった。*Tambatitanis* の脳函が発掘された丹波市山南町上滝の篠山層群大山下層から産出した他の脊椎動物化石においても同様の問題が生じており、*Tambatitanis* の脳函の内部構造の解明には非破壊の内部構造検査手法の進歩を待たざるをえない。しかしながら、タイおよびアルゼンチンで行った調査では、基盤的ティタノサウルス形類およびティタノサウ

ルス類の脳函の外部形態の3D画像をフォトグラメトリー法により収集することが出来、それにより予想通り、*Tambatitanis* の脳函は他の基盤的ティタノサウルス形類、例えば *Phuwiangosaurus* よりもむしろティタノサウルス類と共有される形質の多いことが判明した。これはアジアの基盤的ティタノサウルス形類、特にエウヘロプス科のなかにティタノサウルス類の姉妹群が存在することを示唆するが、その確証にはたとえば未記載の中国河南省産の基盤的ティタノサウルス形類の脳函の研究が今後必要だろう。

肋骨が示唆する胴体形状においても *Tambatitanis* とティタノサウルス類間に類似性が認められた。ティタノサウルス類が側方に強く張り出す胴体を持つことは複数の著者により示唆されているが、その証拠が明確に示されたことはない。そこで多数のティタノサウルス類の骨格が産出しているアルゼンチンで調査を行ったが、残念なことに肋骨は発掘現場で捨てるとするのがアルゼンチンでの伝統であり、肋骨がほぼすべて採取されていたのは北部パタゴニアの後期白亜系産の *Overosaurus* のみであった。しかしながらこの骨格の胴体部分は明らかに強く横に張り出す形状をしており、その肋骨の3D画像を合衆国ユタ州および国内の恐竜展で採取したディプロドクス類の体幹骨格の3D画像と比較した結果、胴体の形状の差異は肋骨、特にその近位部の形態に反映していると考えられた。少数の肋骨が保存されている他のアルゼンチン産のティタノサウルス類でも同様の肋骨の形態が見られることから、これらにおいてもその胴体は強く横に張り出しており、ティタノサウルス類固有の左右に強く張り出す腸骨の形状とも調和的である。*Tambatitanis* の肋骨にも同様の形状があることから、その胴体はすでに横に強く張り出す形状をしていたと考えられるが、この形状がどの基盤的ティタノサウルス形類で派生していたかが次の課題となる。それには、ほとんど顧みられなかった肋骨形状の広範な調査が必要であろう。

獣脚類および竜脚類恐竜では気嚢の一部、憩室が骨に侵入することによって内部が空洞となっており(含気化)、一部の竜脚類では骨盤を構成する腸骨も含気骨化している。しかし、憩室の入り口が確認されている腸骨は *Tambatitanis* と南米産の *Neuquensaurus* および *Rocasaurus* でしか知られていない。*Tambatitanis* の腸骨に関してはCT像により内部の気洞の範囲が腸骨の頭方部に限られ、かつその入り口である気孔は腸骨の内側面にあることが確認された。同様に気洞および気孔が記載されているアルゼンチン産の *Neuquensaurus* および *Rocasaurus* に関してはこれまでCT像は公表されておらず、現地での調査は表面形状の観察およびフォトグラメトリーによる表面形状の3Dデータの取得に限られた。しかし、CT像により得られた *Tambatitanis* の腸骨内部の気洞の形態を参考に、これらアルゼンチン産2種の腸骨の表面に見られる土圧による陥没範囲を観察したところ、気洞の分布範囲とその入り口である気孔とされるものとの位置関係が推測できた。その結果、*Neuquensaurus* および *Rocasaurus* に関するこれまでの報告とは異なり、気孔とされるものは何らかの靭帯の付着点であり、本来の気孔は *Tambatitanis* と同じく腸骨の内側面にあることが分かった。ティタノサウルス類において気洞が確認されているものが限られていることは、アルゼンチンにおける自身による調査でも確認された。したがって、*Neuquensaurus*、*Rocasaurus* および *Tambatitanis* に見られる腸骨の気洞と気孔の類似性は、共有新形質というよりも、竜脚類全般に共通した気嚢と内臓器官の配置に由来すると考えたほうが良い。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 三枝春生	4. 巻 52
2. 論文標題 3Dモデリングによるミエゾウとタンパティタニスの骨格復元	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 化石研究会誌	6. 最初と最後の頁 44-53
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計6件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 三枝春生
2. 発表標題 恐竜および長鼻類骨格の3D復元
3. 学会等名 化石研究会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三枝春生・池田忠広・久保田克博・生野賢司・菊池直樹
2. 発表標題 下部白亜系篠山層群の脊椎動物化石新産地。
3. 学会等名 日本古生物学会第167回例会，愛媛大学，愛媛県
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三枝春生，小川英樹，小野慎二，西川巖
2. 発表標題 丹波竜（ <i>Tambatitanis amicitiae</i> ）の全身骨格復元模型の作成 恐竜を生かした町づくり
3. 学会等名 展示学会、第35回研究大会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Saegusa, H., Tanaka, K., Ikeda, T., Zelenitsky, D.
2. 発表標題 Dinosaur eggs and associated vertebrate remains from the Lower Cretaceous Sasayama Group of Hyogo Prefecture, Japan .
3. 学会等名 日本古生物学会、2016年年会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 三枝春生・池田忠広
2. 発表標題 Tambatitanis amicitiae の骨格復元
3. 学会等名 日本古生物学会、2016年年会
4. 発表年 2016年

1. 発表者名 Saegusa, H., Ikeda, T.
2. 発表標題 Some peculiar features of Tambatitanis amicitiae (Sauropoda, Titanosauriforms) revealed by virtual skeletal reconstruction.
3. 学会等名 76th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
4. 発表年 2016年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	池田 忠広 (Ikeda Tadahiro) (50508455)	兵庫県立人と自然の博物館・その他部局等・研究員(移行) (84501)	