

令和 4 年 6 月 16 日現在

機関番号：24506

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2021

課題番号：17K18442

研究課題名(和文) 下部白亜系篠山層群カエル類遊離骨化石を対象とした分類学的研究

研究課題名(英文) A taxonomic study for fragmental fossils of Anura from the Lower Cretaceous Sasayama Group

研究代表者

池田 忠広 (Ikeda, Tadahiro)

兵庫県立大学・自然・環境科学研究所・准教授

研究者番号：50508455

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：兵庫県下部白亜系篠山層群大山下層からは多数のカエル類化石が産出している。本研究において、現生種を対象とした骨学的研究および既報種の各部位における骨形質の再検等の成果をもとに、多産する遊離骨化石についてその分類学的帰属を検討した。結果、約6割がヒョウゴバトラスク、約3割がタンババトラスクとされ、残り約1割は既知種とは異なることが明らかになった。また未同定の化石には腸骨化石において二つの形態型が確認された。このことから、同層のカエル類相は少なくとも未記載種を含む四種から構成され、同時代の中国カエル類相と同様の種多様性を示すことが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

下部白亜系篠山層群大山下層の化石資料は、各分類群の系統進化や古生物地理等を検討する上で極めて重要な資料である。これらの研究において、真の種多様性を評価するためには部分骨など“記載し難い”資料を含め、総合的に検討する必要がある。本研究では、現生種を対象とした包括的な骨学的研究をもとに、カエル類の遊離骨化石を対象にその分類学的帰属を検討した。結果、分類群の決定までには至らなかったが、新たな二タイプの形態型を識別し、同層におけるカエル類相の構成を定量的に明らかにした。今後、本研究を更に発展させることで、同分類群の系統進化や種多様性の変遷、その背後にある古環境等の議論に貢献するであろう。

研究成果の概要(英文)：Abundant anuran fossils including a few articulated skeletons and numerous fragmentary skeletal elements have been recovered from the Lower Cretaceous Ohyamashimo Formation of the Sasayama Group, Hyogo Prefecture, Japan. The fragmentary skeletal elements have been examined the taxonomic assignments on the basis of the osteological study of extant species and redetermination of detailed characteristics in individual elements of previously reported fossil taxa. As a result, approximately 60% and 30% of these materials were assigned to Hyogobatrachus wadai and Tambabatrachus kawazu, respectively, whereas the other 10% remained unidentified. Moreover, the unidentified remains include two morphotypes of ilium specimens, which exhibited features different from those of described taxa. The results thus suggest that the anuran fauna of the Ohyamashimo Formation consisted at least four taxa, and reveal that the species diversity of the fauna is similar to that of the Early Cretaceous in China.

研究分野：古脊椎動物学

キーワード：カエル類 化石 前期白亜紀 篠山層群 分類

1. 研究開始当初の背景

カエル類は、地球上のあらゆる地域に生息しており、その系統・進化のパターンやプロセスについては、現生種の分子情報を対象とした包括的な解析が進められ、その仮説の構築について目覚ましい成果が上げられているが(Pyron and Wiens, 2011)、同分類群の系統・進化についてより深い理解を得るためには、各系統が進化の過程で経験した形態変化を、ある程度直接観察することができる化石を対象とした研究が必要不可欠である。しかしながら、カエル類の初期の系統・進化、多様化を探る上で重要な中生代の化石資料、特にジュラ紀から白亜紀前期にかけての資料は複数報告があるものの(Jenkins and Shubin, 1998; Báez and Nicoli, 2004 など)、白亜紀後期に比べると極めて限られている(Roček, 2000)。このような中、近年中国・日本の下部白亜系(Yixian 層、手取層群)から複数のカエル類が報告され、系統仮説が提唱されており(Evans and Manabe, 1998; Gao and Wang, 2001; Dong et al., 2013 など)、兵庫県下部白亜系篠山層群大山下層から多産するカエル類化石資料を対象とした研究の推進は、上記の議論に貢献すると期待されている。

兵庫県丹波市・篠山市に分布する下部白亜系篠山層群大山下層からは、体骨格や無数の遊離骨など、優に千点を超えるカエル類化石が産出している。その分類学的研究は、主として、体骨格がほぼ完全な状態で保存されている二標本を対象に行われており、*Hyogobatrachus wadai*、*Tambabatrachus kawazu* として記載報告されている(Ikeda et al., 2016)。この成果は篠山層群のカエル類相が、少なくとも、近接地域と比較して派生的な二つの分類群から構成されていることを示している。しかしながら、同研究やこれまでの中生代化石を対象とした先行研究は、主として全身骨格等の“記載し易い”標本を対象に行っており、多くの場合、遊離骨など“記載し難い”標本に関しては詳しい報告がなされていない。篠山層群並びに各地質時代・産地におけるカエル類の種多様性に関しより深い理解を得るためには、これら遊離骨標本も含めた包括的な研究が望まれる。

2. 研究の目的

兵庫県丹波市の下部白亜系篠山層群からは、恐竜類に加え小型脊椎動物化石が多数産出している。中でもカエル類化石の産出は顕著で優に千点を超える標本が確認されており、同時代においてこのような産出状況は世界的に例がない。これらの分類学的帰属や群集構成を包括的に検討することで、前期白亜紀におけるカエル類の種多様性が定量的に示され、その系統進化や多様化に関する仮説の検証、またその背景にある古環境や古地理の解明に寄与するであろう。

そこで本研究では、現生種の遊離骨を対象に、種・雌雄・個体間における形態的差異・変異を定量的に示し、各遊離骨における分類形質を可能な限り特定する。また既知種の各遊離骨の形態的特徴を明らかにし、その上で同層産カエル類化石の多くを占める遊離骨化石を対象にその分類学的帰属を検討し、当時のカエル類の種多様性や群集構成を明らかにする。

3. 研究の方法

現生種を対象とした骨学・比較形態学的研究：現生の特定種を採集し、骨格標本を作製するとともに、化石資料として多産する部位、つまり腸骨、上腕骨、橈尺骨、大腿骨、脛腓骨、仙椎等に関し、双眼実体顕微鏡を用いて形質を観察する。合わせて機器付属の撮影機器を用いて撮影し、その画像をもとに遊離骨の各項目を測定し、比率・曲率等を求め種内・雌雄間変異の程度を可能な限り定量的に示し、変異が少なく分類や形態型の認識に有用と思われる形質を特定する。加えて、他種に関しても同様の測定を可能な限り行い、科や属、種といった各分類階級における変異の程度を求め、また科や属における形質の幅や違い等を検討する。

篠山層群大山下層産カエル化石を対象とした分類学的研究：先行研究により記載報告されている *H. wadai* と *T. kawazu* に関し、CT データから各部位の 3D モデルを作成し、各部位の形態的特徴を明らかにし、両種の相違点を可能な限り明らかにする。また現生種を対象とした研究成果をもとに、両分類群間にみられる差異の程度(種間、属間なのか)を評価し、それぞれ独立属・種と記載されている蓋然性を検討する。そして、各遊離骨化石を対象に、既知種と比較し、これらに分類される標本、またこれらとは異なる特徴を示す標本を特定し、その帰属について可能な限り検討する。その上で、篠山層群大山下層におけるカエル類の種多様性や群集構成を検討する。

4. 研究成果

現生種を対象とした骨学・比較形態学的研究(骨学用語は主に Sanchiz[1998]、池田他[2018]に準拠)

同層からは多くの遊離骨化石とともに体骨格が密集した状態の標本が幾つか確認されており、これらの内ほぼ完全な状態で保存されている二標本を対象に分類学的帰属が検討され、それぞれ独立属・種、*Hyogobatrachus wadai*, *Tambabatrachus kawazu* として記載されている(Ikeda et al., 2016)。同研究において、これらのCT画像が撮影され各部位の特徴について記載を試みているが、得られている画像が不鮮明でありその詳細を検討するには至っていない。そこで本研究において改めてCT画像を撮影し(XTH 225:(株)ニコンインテックス)、各部位の3Dモデルを構築した(図5)。結果、両種の尾骨背面近位部の隆起や*Hyogobatrachus*の腸骨背方隆起の微発達、鳥口骨全円が直線状など、先行研究では示されていない標徴形質が認められた。また、大腿骨遠位端や上腕骨遠位部、脛腓骨の形状等(図6)、個々の遊離骨の特徴がより明確になり、トノサマガエル個体群を対象とした上記の研究結果から各部位における形態的差異は性的二形や個体変異とは考えにくく、両種は明らかに異なる分類群であることが改めて示された。

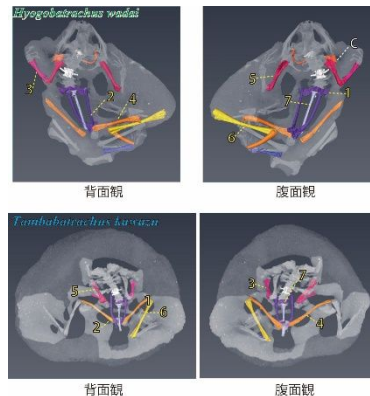


図5 *H. wadai* と *T. kawazu* の3Dモデル。1. 仙椎。2. 腸骨。3. 橈尺骨。4. 大腿骨。5. 上腕骨。6. 脛腓骨。7. 尾骨。



図6 *H. wadai* と *T. kawazu* の各部位の比較。緑カエルマーク、*H. wadai*。青カエルマーク、*T. kawazu*。

篠山層群大山下層からは無数のカエル類化石が産出しており現段階で2千を超えている。その多くが不完全な遊離骨化石であり、その分類学的帰属については詳しく検討されていなかった。本研究ではその内、剖出が終了した326標本、内分類に有用と思われる形質を呈す236標本を対象に、現生種の研究結果、また前述した*H. wadai*, *T. kawazu*の各部位が示す特徴をもとに、その分類学的帰属を検討した。結果、137標本が*H. wadai*, 80標本が*T. kawazu*に分類され、残り19標本については既知種には分類されず、上腕骨、脛腓骨、大腿骨化石にそれぞれ一つの形態型が、腸骨化石で二つの形態型が判別された(表1, 図7)。今後さらに状態の良い標本を集め、より詳細に比較検討することが必要であるが、これらは新たな分類群である可能性が高い。これらの結果から、篠山層群大山下層のカエル類群衆は*Hyogobatrachus*が全体の約6割、*Tambabatrachus*が約3割、残り1割が分類群不明で構成され、形態型の識別から、少なくとも未記載の分類群を含む四種から構成されることが明らかになった。

Taxonomic assignment	Species elements (n=236)							
	Femur (n=36)	Tibiofibula (n=19)	Ulna (n=8)	Radius (n=11)	Hum (n=22)	Urostyle (n=8)	Vertebra (n=6)	
<i>Hyogobatrachus wadai</i>	left 13	10	8	0	2	7	2	85
right	12	20	9	2	2	2	2	
<i>Tambabatrachus kawazu</i> ?	left 15	14	9	2	5	2	3	52
right	6	11	1	0	1	1	2	
<i>Morphotype A</i>	left 7	11	5	1	2	1	2	56
right	12	20	9	1	2	1	2	
<i>Morphotype B</i>	left 9	12	7	1	4	1	1	24
right	4	2	1	0	2	0	0	
<i>Morphotype C</i>	left 10	7	2	2	4	0	0	17
right	6	8	5	1	1	0	1	
<i>Morphotype D</i>	left 2	2	2	0	2	0	0	2
right	0	2	1	0	0	0	0	
<i>Morphotype E</i>	left 5	4	5	0	5	0	0	
right	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Morphotype F</i>	left 0	0	0	0	0	0	0	
right	0	0	0	0	0	0	0	

表1 遊離骨化石の分類結果



図7 分類された化石の一部。緑カエルマーク、*H. wadai*。青カエルマーク、*T. kawazu*。

以上のことから、篠山層群大山下層のカエル類相は地理的に近接する手取層群(1ないし2の未記載分類群)より種多様性が高く、中国 Yixian 層(*Liaobatrachus*の4種: Dong et al., 2013)とほぼ同様と考えられる。大山下層の特徴から、カエル類化石を多産する同層上部は半湿潤~半乾燥の気候下で堆積したと考えられており(林他, 2017)、化石の産出状況からカエル類化石は現地生で、堆積時カエル類が狭いエリアに密集していたこと推測される。その理由は現段階で判然としないが、現生カエル類の一般的な生態的特徴を考えると、たまたに形成される水場を求めて繁殖するために密集したと想定され、前期白亜紀には現生種と同様な繁殖戦略を取っていた可能性が示唆される。

<引用文献>

Báez, A.M., Nicoli, L., 2004. A new look at an old frog: the Jurassic *Notobatrachus* Reig from Patagonia. *Ameghiniana* 41, 257e270.

Dong, L., Rocěk, Z., Wang, Y., Jones, M.E.H., 2013. Anurans from the Lower Cretaceous Jehol Group of Western Liaoning, China. *PLoS One* 8. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0069723>.

Duellman, W.E., Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.

Evans, S.E., Manabe, M., 1998. Early Cretaceous frog remains from the Okurodani Formation, Tetori Group, Japan. *Paleontological Research* 2, 275e278.

Gao, K.Q., Wang, Y., 2001. Mesozoic anurans from Liaoning Province, China, and phylogenetic relationships of archaeobatrachian anuran clades. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 460e476.

林 慶一・藤田早紀・小荒井千人・松川正樹, 2017. 兵庫県篠山地域に分布する白亜系篠山層群の層序と古環境, *地質学雑誌* 123, 747-764.

Ikeda, T., Ota, H., Matsui, M. 2016. New fossil anurans from the Lower Cretaceous Sasayama Group of Hyogo Prefecture, Western Honshu, Japan. *Cretaceous Research* 61, 108-123 doi: 10.1016/j.cretres.2015.12.024.

池田忠広・北林栄一・加藤敬史, 2018. 大分県安心院町の鮮新統津房川層より産出したカエル・ヘビ類化石. *琵琶湖博物館研究調査報告 第31号 安心院動物化石群* 2, 28-41.

Jenkins Jr., F., Shubin, N., 1998. *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, 495e510.

Nokariya, H., 1983a, Comparative osteology of Japanese frogs and toads for paleontological studies (I): *Bufo*, *Hyla*, *Microhyla* and *Bombina*. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, Ser. C, 9, 23-40.

Nokariya, H., 1983b, Comparative osteology of Japanese frogs and toads for paleontological studies (II): *Rhacophorus*. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, Ser. C, 9, 137-149.

Nokariya, H., 1984, Comparative osteology of Japanese frogs and toads for paleontological studies (III): *Rana*. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, Ser. C, 10, 55-79.

Pyron, R.A., Wiens, J.J., 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61, 543e583.

Roček, Z. (2000) Mesozoic anurans. In: H. Heatwole & R.L. Carroll (eds.), *Amphibian. Biology*. Volume 4. Palaeontology.

Sanchíz, B., 1998. Salientia. In: Wellnhofer, P. (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 4. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 275 pp.

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 Ikeda Tadaihiro, Ota Hidetoshi, Tanaka Tomonori, Ikuno Kenji, Kubota Katsuhiko, Tanaka Kohei, Saegusa Haruo	4. 巻 130
2. 論文標題 A fossil Monstersauria (Squamata: Anguimorpha) from the Lower Cretaceous Ohyamashimo Formation of the Sasayama Group in Tamba City, Hyogo Prefecture, Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Cretaceous Research	6. 最初と最後の頁 105063 ~ 105063
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.cretres.2021.105063	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9件（うち招待講演 0件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Tadaihiro Ikeda and Hidetoshi Ota
2. 発表標題 On the taxonomic status of fragmentary fossil anurans found from the Lower Cretaceous Ohyamashimo Formation of the Sasayama Group, Hyogo, Japan.
3. 学会等名 The Society of Vertebrate Paleontology, 80th Annual Meeting, Virtual 2020 (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 池田忠広・太田英利
2. 発表標題 兵庫県の下部白亜系篠山層群大山下層より報告されたカエル類化石における分類形質の再検討
3. 学会等名 日本爬虫両生類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 生野賢司・久保田克博・田中公教・池田忠広・半田久美子・三枝春生
2. 発表標題 兵庫県丹波市の篠山層群から産出する前期白亜紀腹足類化石の予察的検討
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 池田忠広・太田英利・三枝春生・久保田克博・生野賢司・田中公教・半田久美子・田中康平
2. 発表標題 兵庫県丹波市の下部白亜系篠山層群から発見されたオオトカゲ類化石
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 田中康平・池田忠広・久保田克博・三枝春生・田中公教・生野賢司・半田久美子・Darla Zelenitsky・Francois Therrien
2. 発表標題 兵庫県丹波市から発見された獣脚類の卵・卵殻化石
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 和田和美・池田忠広・三枝春生・田中公教・新谷明子
2. 発表標題 化石剖出用具の開発（その2）
3. 学会等名 日本古生物学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 池田忠広・三枝春生・半田久美子・佐藤裕司・久保田克博・生野賢司・田中公教・加藤茂弘・太田英利・高橋晃
2. 発表標題 篠山層群の恐竜・小型脊椎動物化石
3. 学会等名 兵庫県立大学 地の交流シンポジウム2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Tanaka, K, Zelenitsky, D. K., Therrien F., Fernandez, M. S., Saegusa, H., Ikeda, T., and Kubota, K.
2. 発表標題 Report on a theropod nesting site from Hyogo, Japan.
3. 学会等名 78th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology (国際学会)
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
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

兵庫県立人と自然の博物館 ひとく 研究員展2019 https://www.hitohaku.jp/exhibition/planning/rex15-ikeda.pdf 兵庫県立人と自然の博物館 ひとく 研究員展2020 https://www.hitohaku.jp/exhibition/planning/1-5_2020-ikeda.pdf 兵庫県立人と自然の博物館 研究員紹介 http://www.hitohaku.jp/researchers/ikeda.html

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

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------