

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 22 日現在

機関番号：32678

研究種目：若手研究

研究期間：2018～2020

課題番号：18K13646

研究課題名（和文）化石水生爬虫類の椎骨発生に関する骨組織学的研究

研究課題名（英文）Osteohistological study on vertebral development in fossil aquatic reptiles

研究代表者

中島 保寿（Nakajima, Yasuhisa）

東京都市大学・理工学部・准教授

研究者番号：50792925

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,597,852 円

研究成果の概要（和文）：本研究課題においては主に、コリストデラ類、フーベイスクス類、魚竜形類、首長竜類、モササウルス類の5系統の中生代水生爬虫類の椎骨について、マイクロフォーカスCTスキャンおよび薄片検鏡を用いた統合手法を用いて、3次元的な観察による成長の中心の厳密な特定と、薄片データとの照合を行い、発生・成長過程の復元を行った。これらの爬虫類は、棘突起の形成に皮骨が関与する、脊索が鉱物化するなど、現在の羊膜類に見られない発生過程を経ていることがわかった。またこれらの実績に加え、ソフトウェアを用いた骨内部構造の解析手法を応用し、本邦海成層産爬虫類化石の分類学的同定を行い、日本の古水生爬虫類学の発展と普及に貢献した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

四足動物の椎骨は、魚類における基本体制から四足動物の各系統で多様化を遂げ、その後羊膜類では共通の体制へと安定化していったかのように考えられてきた。しかし中生代に入り、陸上環境から水中環境に二次的に適応した一部の羊膜類たちでは、発生過程で消滅すると考えられていた脊索を鉱物化させたり、棘突起と機能的に掃除な構造を皮骨の延長として形成したりと、実に自由度の高い形態形成メカニズムを獲得していることが明らかになった。本研究は現在の生き残りだけでなく、過去完全に絶滅した系統群の発生過程を詳細に解析することで、四足動物の形態形成機構に関する真のポテンシャルを明らかにしたと言える。

研究成果の概要（英文）：In this project, we analyzed vertebral microstructure of major Mesozoic aquatic reptiles including Choristodera, Hupehsuchia, Ichthyosauriformes, Plesiosauria and Mosasauridae, using micro-focus CT scan and thin-section analyses, in order to reconstruct developmental process. In each clade, unique developmental process is recognized. These patterns include mineralization of notochord tissue (Choristodera), perforation of centrum by notochord (Ichthyosauriform), and contribution of dermal skeletal element to the functional neural spine (Hupehsuchia), all of which is not observed in living amniote groups. In addition, bone histological analysis of marine reptile materials from Japan revealed that the presence of a large trionychid turtle, plesiosaur, and an unrecorded species of mosasaurid during the Cretaceous in this region.

研究分野：古生物学

キーワード：古生物学 古脊椎動物 海生爬虫類 脊椎骨 脊索 骨組織学 発生学 Evo-Devo

### 1. 研究開始当初の背景

脊柱とそれを構成する椎骨は、脊椎動物にとって固有の派生形質であるばかりでなく、肋骨および中軸筋とともに運動の核をなす構造であり、その構造的な多様性は古くより脊椎動物の大分類において重要形質とみなされてきた。このような背景からも、脊柱の形態進化は脊椎動物が生態学的多様性を獲得する上でも不可欠な役割を果たしたことは明らかである。その中で羊膜類の椎骨は、陸上生活という強い生態学的な制約のもとに「椎体+神経弓+血道弓+横突起+肋骨」という組み合わせを獲得し、これが現存する羊膜類において比較的安定した形質として保たれている。しかし羊膜類のうち一部の分類群においては、上記の基本の型を維持しながらも著しく逸脱した形状をもつものや、一部の構造が著しく退縮するもの、新たな要素が付加されたように見えるものなどがあり、その多くは化石でしか発見されていない水生爬虫類である。これらの一見異常な椎骨をもつ爬虫類たちは、現存する脊椎動物のみからでは知ることのできない形態形成能を示すものであるといえ、発生学的見地から椎骨形成メカニズムを解明することが求められていた。

### 2. 研究の目的

そこで本研究は、日本、中国、ロシア、ヨーロッパおよびアメリカの中生界-新生界から発見されている多種多様な水生爬虫類化石に注目し、これらの動物が獲得した椎骨の形態学的多様性の形成過程を発生学的な観点から明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

本研究で対象としたのは、本来は個体発生を通じて消失するか椎体を貫通する軟組織として保持される「脊索」にあたる部位が骨化していると思われる「コリストデラ類」、椎体の椎間面が骨化せず軟組織のまま保たれることで大きな窩となる「魚竜形類 (Ichthyosauriformes)」、神経弓背側にある棘突起が分節しているように見える「フーペイスクス類」である。それぞれの分類群において、原始的系統から派生的系統までできる限り広い系統発生段階の種に属する椎骨標本を採集した。さらに、顕著に特殊な形態が知られていないいくつかの爬虫類の分類群についても比較用にサンプリングを行った。これらの標本について、マイクロフォーカスCTスキャンによる撮像を行い、CTデータブラウザソフトを用いて骨内部構造の非破壊高解像度観察を行った。また一部の標本においては、薄片検鏡による顕微鏡観察によって、骨基質の光学的性質や細胞形態から組織学的同定を行った。

### 4. 研究成果

コリストデラ類については、マイクロCTスキャンによる解析の結果、最も原始的な系統もしくは外群とされる三畳紀の *Pachystropeus* においては、椎体内部に一般的な爬虫類と同程度に海綿質が発達する一方で、骨梁内にわずかに一般的な骨組織とは異なる、非線維質かつ非軟骨質の組織が残存していることがわかった。類似の構造はジュラ紀の基盤的なコリストデラ類 *Cteniogenys* や前期白亜紀の *Khurendukhosaurus*、白亜紀～古第三紀のネオコリストデラ類 *Champsosaurus* にもみられ、特に幼体標本においては、椎体の軸部を前後方向にほぼ完全に貫く紐状の構造として認識され、これは多くの場合軟組織である脊索が鉱物化して保存されたものであり、堆積環境によらず保存されていることから生存時に鉱物化されたものである可能性が高いと考えられた。さらに、椎体の成長中心にあたる中央部には、前後に長い楕円体状の空洞とそれを前後に仕切る隔壁状の組織が確認された。この隔壁は泡状の微細構造を示し、ヤモリ等の爬虫類に見られる脊索の体節境界に見られる小型の細胞が密集した領域と類似することから、この一連の構造が脊索鞘および脊索の一部が鉱物化することで椎骨内に保持される「鉱物化脊索」とも呼ぶべき未知の組織であることが明らかとなった。

魚竜形類については、ジュラ紀以降の魚竜類の椎骨の形態及び発生様式についてはある程度明らかになっているため、本研究では魚竜形類として最古級の化石の一つとなるロシア極東地域下部三畳系 Spathian から発見された魚竜形類の椎骨について重点的に検討を行った。本標本においては、椎骨が前後に大きく凹み、中央部に前後に貫通する孔とそれを取り巻く薄い管状の骨組織が確認できたことから、骨端面での鉱物化が極めて抑制され、脊索も消失しないという魚竜類に特徴的な形質が、最初期の魚竜形類においてすでに獲得されていたことがわかった。さらに、骨梁は非常に細く、骨梁間の間隙が大きく、結果として骨構造は極端に疎となっていた。本魚竜形類標本の骨密度は、一般的な陸生爬虫類はおろか、一般的には骨密度が低いとされるジュラ紀以降の魚竜類と比較しても低いものといえ、魚竜形類の初期進化において骨密度の減少は非常に急激に起こったことが示された。本研究ではさらに、国内の三畳系稲井層群から得られた初期の海生爬虫類化石の検討も行い、その結果既に知られている *Utatusaurus* のほか、魚竜形類とは系統的に遠縁とみられる *Omphalosauridae* に酷似した化石や、*Utatusaurus* より小型の魚竜形類、鱗竜類などが確認され、それぞれの骨内部構造が極端に低密度のものから高密度のものまで多様であることも判明した。これらの観察結果は、中生代初期の海生爬虫類の爆発的放散

において、外部形態の多様性のみならず、骨密度も多様化していたことを示すといえる。現生動物の研究成果などから、水生四足動物の系統進化における骨密度の低下および上昇は、それぞれ遠洋での巡航遊泳または深海潜水と、慣性を利用した沿岸の動的な水環境におけるからだの安定化に関連しているとされることから、三畳紀の爬虫類における骨密度の多様化は生活様式の多様化にも関連して獲得されたものと結論付けられる。

フーペイスクス類に関しては、中国国内で保護された標本しか知られていないため、国内でのCT スキャン解析は行わず、現地において標本観察および薄片作成を行った。標本観察の結果、フーペイスクス類に特徴的な分節したように見える棘突起の腹側節と背側節は、表面に連続した条線構造及び互いに類似する顆粒状突起が発達し、筋の付着など、機能的には区別できないことが示唆された一方、そのさらに背側に複数層に及んで積み重なる皮骨については、非常に深い溝が発達するなど、棘突起とは異なる特徴が見られた。ところが薄片検鏡の結果、体骨格とは独立した要素であるかのように見えた皮骨のうちもっとも腹側、すなわち棘突起背側節の直上にある皮骨に関しては、棘突起背側節と一体の構造であることがわかった。さらに棘突起縦断面の成長線観察により、棘突起背側節は当初独立した皮骨とみられた部分を成長の中心とし、棘突起腹側節方向へと伸長成長していったことが明らかとなった。すなわち、成長初期において棘突起の背側にあった皮骨が、棘突起方向に突起を伸ばすように伸長し、真の棘突起と接してあたかも一つの分節した棘突起のようになったと解釈できる。さらに、皮骨から伸長した突起（＝棘突起背側節）の中心部には、伸長方向に向かって円錐状に広がる石灰化軟骨の塊が発達していた。このことは、本来皮骨では起こることが極めて稀であり、1例しか報告されていない軟骨内骨化が、フーペイスクス類の皮骨ではどの系統でも起こっていたことも示唆している。

本研究ではこの他にも、現生トカゲ類に近縁な水生鱗竜類であり白亜紀に登場したモササウルス類、中生代を代表する海生爬虫類のグループである鱗竜類の標本についても比較検討を行ったが、通常の骨形成におけるリモデリング（再構築）の骨吸収・骨沈着のバランスの変化のみで説明できるものであった。中生代の海生爬虫類の骨形成様式の特異化は、特に海生爬虫類が最も急激に多様化した三畳紀において頻繁に観測できたといえる。三畳紀という時代の海洋環境は、直前に起きたペルム紀末の大量絶滅から生態系が回復する過程にあった。本研究の発見の数々は、未だ競争相手の少ない中、環境からの選択圧を比較的受けにくい条件のもと、様々な爬虫類の系統が脊椎動物のもつ形態形成の高いポテンシャルを顕示しつつ進化した結果であったといえる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4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 中島 保寿, 三宅 幸雄, 田中 猛, 甲能 直樹	4. 巻 109
2. 論文標題 岐阜県高山市丹生川町旗針に分布する美濃帯ペルム系石灰岩から産出した骨化石	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 化石	6. 最初と最後の頁 1-2
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.14825/kaseki.109.0_1	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 -
1. 著者名 宮田真也, 平山 廉, 中島保寿, 前川 優, 大倉正敏, 佐々木猛智	4. 巻 51
2. 論文標題 岩手県久慈市の上部白亜系久慈層群玉川層より産出した板鰐類化石群の予察的検討	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 化石研究会会誌	6. 最初と最後の頁 68-75
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 -
1. 著者名 加藤太一, 園田哲平, 中島保寿, 安藤寿男	4. 巻 23
2. 論文標題 上部白亜系那珂湊層群から産出した“翼竜類”(ヒタチナカリユ) 標本の分類学的再検討	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 茨城県自然博物館研究報告	6. 最初と最後の頁 43-50
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 -
1. 著者名 Miyata, S., Yabumoto, Y., Nakajima., Y., Ito, Y. & Sasaki, T	4. 巻 -
2. 論文標題 A second specimen of the crossognathiform fish <i>Apsopelix miyazakii</i> from the Cretaceous Yezo Group of Mikasa area, central Hokkaido, Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Paleontological Research	6. 最初と最後の頁 -
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11件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 4件）

1. 発表者名 中島保寿・宇都宮聡・多久島徹
2. 発表標題 エラスモサウルス科首長竜類の咽頭内容物
3. 学会等名 日本古生物学会第170回例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 菅野詩織・中島保寿・御前明洋・疋田吉識・徳丸さやか・中垣周平・佐藤たまき
2. 発表標題 北海道中川町上部白亜系から産出したツノザメ類 Protosqualus
3. 学会等名 日本古生物学会第170回例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中島保寿・古村俊行
2. 発表標題 南部北上帯下部三畳系大沢層から産出した破碎型の歯を伴う爬虫類化石
3. 学会等名 日本古生物学会2020年例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 中島保寿・宮田真也・三宅幸雄・小野 輝雄・佐々木理
2. 発表標題 岐阜県下部デボン系福地層から産出した魚類鱗化石について
3. 学会等名 2020年度日本魚類学会年会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 青塚圭一・中島保寿・疋田吉識・遠藤秀紀
2. 発表標題 北海道・中川町の白亜系蝦夷層群より産出した潜水鳥類化石
3. 学会等名 日本古生物学会2020年例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 海野奏・中島保寿
2. 発表標題 「生きている生痕化石」の形成実験：カプトガニ類生痕に関する堆積学的・行動学的検討
3. 学会等名 日本古生物学会2019年年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yasuhisa Nakajima, Jun Liu, and Qiang Li
2. 発表標題 Osteohistology of Hupehsuchia and developmental process of their unique body skeleton
3. 学会等名 International Symposium on Palaeohistology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 HAYASHI, Shoji, NAKAJIMA, Yasuhisa, SATO, Tamaki, HOUSSAYE, Alexandra, WINTRICH, Tanja, HIKIDA, Yoshinori, NISHIMURA, Tomohiro, SANDER, P. Martin
2. 発表標題 Microanatomical shift in plesiosaur vertebra: evolutionary and ecological significance
3. 学会等名 Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 NAKAJIMA, Yasuhisa, MATSUMOTO, Ryoko, SANDER, P. Martin, SASAKI, Osamu, KANO, Harumasa, HAYASHI, Shoji & EVANS, Susan E
2. 発表標題 Mineralized notochord-associated tissues preserved in fossil centra suggests a unique developmental pattern in the axial skeleton of Choristodera
3. 学会等名 Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology 2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yasuhisa Nakajima, Shoji Hayashi, Ren Hirayama, Kazuhiko Sakurai, Takashi Ishihara, Yoshinori Hikida, Naoki Kamezaki
2. 発表標題 Bone microanatomy of Mesodermochelys, a Cretaceous shelled dermochelyid turtle
3. 学会等名 Turtle Evolution Symposium 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 中島保寿, 坂井俊博
2. 発表標題 北海道三笠市に分布する白亜系三笠層より産出した 脊椎動物化石のタフオノミーおよび長頸竜類・翼竜類の新標本
3. 学会等名 第36回化石研究会総会・学術大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>日本初、破碎型の歯を持つ海生爬虫類化石を宮城県気仙沼市にて発見  <a href="https://www.tcu.ac.jp/news/newsrelease/20200210-27918/">https://www.tcu.ac.jp/news/newsrelease/20200210-27918/</a>          朝日新聞に、知識工学部自然科学科 中島保寿准教授らの研究成果が紹介されました (8/30)  <a href="https://www.tcu.ac.jp/news/all/20180914-17730/">https://www.tcu.ac.jp/news/all/20180914-17730/</a>          Yasuhisa Nakajima Lab  <a href="https://www.fossiljapan.com/japanese">https://www.fossiljapan.com/japanese</a></p>
---

## 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			
中国	合肥工業大学			
ドイツ	ボン大学			
フランス	パリ国立自然史博物館			
英国	ロンドン大学			
ロシア連邦	ロシア科学アカデミー			