

令和 5 年 4 月 28 日現在

機関番号：12102

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2019～2022

課題番号：19K23453

研究課題名（和文）初期鳥類の繁殖戦略の復元

研究課題名（英文）Reproductive strategy of basal birds

研究代表者

田中 康平（Tanaka, Kohei）

筑波大学・生命環境系・助教

研究者番号：50841970

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,200,000 円

研究成果の概要（和文）：本課題は、初期鳥類の卵形状や卵サイズを復元し、鳥類進化の初期段階での繁殖様式の変遷を探るものである。卵の形状に関しては、兵庫県丹波市から産出した前期白亜紀の卵化石を中心に研究を行った。本標本は鳥類に極めて近縁な獣脚類に属すると推定され、現生鳥類に比べると非常に細長い形状をしている。本研究によって、卵形状は骨盤形態と関係しており、形状の変化は鳥類に至ってからであることが確かめられた。また、卵サイズに関しては、現生データに基づいて骨盤の幅から卵サイズを推定する回帰式を作成した。これにより、骨格化石だけでも相対的な卵サイズの推定が可能となり、初期鳥類は相対的に小さな卵だったことが推測された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

鳥類は比較的大型の卵を産み、抱卵するなど、独自の繁殖様式を持つ。本研究では、鳥類の繁殖様式がどのように獲得されたのかを、初期鳥類に焦点を当てて考察している。これまで、中生代の鳥類は卵化石に乏しく、詳細な研究は少なかった。そこで本研究では新たな化石試料を見出し、卵形状の進化変遷を考察した。また、骨盤化石から卵サイズを推定する方法を考案することで、卵化石が見つからない分類群でも卵サイズの推定が可能となった。凡庸性の高い手法の開発により、今後、鳥類をはじめとする絶滅主竜類の繁殖様式の理解が進むと期待される。

研究成果の概要（英文）：This study explores the relative egg size and egg shape of Mesozoic birds to infer the evolution of reproductive strategy in birds. Evolution of egg shape in basal birds was discussed using fossil egg materials collected from the Early Cretaceous of Tamba, Hyogo Prefecture, Japan. These egg specimens are extremely elongated and assigned to a non-avian maniraptoran theropod, suggesting that the drastic change in egg shape occurred after the origin of birds. The relative egg size of basal birds was estimated based on a correlation between pelvis size and egg size of extant species. It can be concluded that non-ornithomorph birds likely laid small eggs relative to their body size.

研究分野：古脊椎動物学

キーワード：恐竜類 鳥類 繁殖 卵 進化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

これまで、鳥類進化の初期段階における繁殖様式に関しては未解明の点が多かった。非鳥類型恐竜類に比べ、中生代の鳥類の繁殖に関わる化石試料(卵化石、卵殻化石、巢化石等)は著しく乏しいためである。稀に卵化石が発見されたとしても、単体で見つかった場合は親の分類群との関連が不明であるため、親の体重に対する相対的な卵サイズなどは不明であった。従って、これまでは、初期鳥類における相対的な卵サイズの進化を論じる研究が少なかった。また、近年の研究で、卵の形質(例えば、卵の形状)と飛翔能力は互いに関連しながら進化したとされている。これが正しければ、相対的な卵サイズはもとより、卵形状についても、鳥類の繁殖様式の変遷を理解する上で重要な形質である。

2. 研究の目的

「鳥類の繁殖戦略はどのように進化したのか」という問いに答えるため、本研究では、飛翔能力や繁殖戦略に関係していることが判明している2つの形質(卵の形状と卵サイズ)に着目し、以下の通り2つの目的を設定した。

一つ目は、中生代の原始的な鳥類の卵の形状を探ることである。鳥類の卵の形状は、飛翔能力や孵化前の胚の生理機能との関連が指摘されている。従って、卵の形状の変遷が明らかになれば、飛行様式や胚の成長様式が進化のどの段階で変化したのかを議論することが可能になる。

二つ目は、中生代の原始的な鳥類の卵の相対的なサイズを探ることである。形状と並び、卵サイズの変化は鳥類の繁殖に変革をもたらしたイベントである。祖先的グループよりも大型の卵を産むことで、鳥類は子育てへの投資を高め、高度な繁殖システムを獲得していったからである。

以上の2点を調査することで、初期鳥類の繁殖傾向の理解が進み、非鳥類型恐竜類と現生鳥類の間をつなぐ役割を果たす。そのため、非鳥類型恐竜類から鳥類へと、一連の繁殖方法の進化変遷を考察することが可能になる。

3. 研究の方法

本研究の手法は主に、化石試料の観察・分析と現生種のデータの収集・解析である。しかしながら、コロナウィルス感染症拡大のために海外渡航及び国内出張が大幅に制限され、当初の予定から大幅に計画を修正することが余儀なくされた。

「初期鳥類の卵形状の推定」に関しては、化石試料の観察及び分析を主に行った。例えば、兵庫県丹波市に露出する下部白亜系篠山層群(約1億1000万年前)で発掘を行い、卵化石や卵殻化石試料を大量に採集した。露頭現場では化石の分布を詳細に記録し、産状のデータをまとめた。さらに採集した化石試料を整理・分類し、微細構造の分析を行った。これらの化石は胚化石などの骨化石が見つからないため、厳密な親の分類群が不明である。そこで、コンピュータ上で系統解析を行うことで、親の分類群推定を行った。卵の形状はマイクロCTスキャンを用いて復元した。そのうえで既存の卵化石データをコンパイルし、形状の比較を行った。

「初期鳥類の卵サイズの推定」に関しては、体骨格化石、特に骨盤化石を用いて推定する方法を開拓した。現生主竜類において、卵サイズと骨盤サイズを計測し、データをコンパイルした。これらの変数で高い相関関係が得られれば、骨盤化石を用いて卵サイズを推定することが可能となる。中生代の鳥類の骨盤の計測には、博物館で保管されている化石試料を用いた。

4. 研究成果

まず、卵形状に関する研究として、兵庫県丹波市から産出した卵化石を詳細に記載・分類した。これらは形状を留めた国内発の主竜類の卵化石となった。卵殻の微細構造の分析により、新卵属新卵種であることが分かり、「ヒメウーリサス・ムラカミイ *Himeoolithus murakamii*」と名付けられた。系統解析の結果、鳥類に極めて近い系統ながらも、非鳥類型恐竜類に分類された。本標本は長さが約4.5 cm、幅が約2 cmしかなく、非鳥類型恐竜類として世界最小の卵化石である。同一層準からはほかにも3種類の卵殻化石が同定され、そのうちの1種類は新卵種の「サブティオリオリサス・ヒョウゴエンシス *Subtoliolithus hyogoensis*」と命名された。一連の研究により、骨化石では分からなかった多様な小型獣脚類恐竜の存在が明らかになった。過去の報告も併せると、兵庫県丹波市では合計6種類の恐竜卵殻化石が確認されたことになり、前期白亜紀の堆積層において世界で最も卵殻化石が多様な地域であることが判明した。ヒメウーリサスは極めて細長い形状をしており、これは他の非鳥類型獣脚類とよく似た特徴である。一方、中生代の鳥類卵化石(主にエナンティオルニス類)データをコンパイルして比較したところ、現生種ほどではないにしろ、やや丸みを帯びることが分かった。従って、卵の形状は非鳥類型獣脚類からエナンティオルニス類にかけて徐々に変化し、劇的な変化が生じたのは、エナンティオルニス類以降の鳥類、すなわち、オルニトゥロモルファ類以降であると考えられる。この頃の鳥類では骨盤の形状に変化が見られることから、卵の形状と骨盤形状の変化は関連している可能性がある。

卵の相対的なサイズに関しては、新しい推定法を生み出すことが可能となった。現生種で骨盤サイズと卵サイズを比較したところ、高い相関が得られ、骨盤サイズは卵サイズを推定する指標

となり得ることが判明した。これにより、たとえ卵化石が見つからない分類群でも、骨盤化石に基づいておよその卵サイズの推定が可能になる。中生代の原始的な鳥類では骨盤の恥骨及び坐骨の遠位端が癒合しており、卵サイズには制限が生じる。調査に用いた中生代の鳥類骨格標本では、体のわりに小さな卵を産んでいたことが判明した。

卵サイズと卵形状の変化は密接に関連していると考えられ、骨盤が癒合している原始的な種では卵の幅に制約が生じ、細長い卵を産んでいたと解釈できる。一方、骨盤の癒合が開放される現代型の鳥類では比較的大型かつ丸みのある卵を産むようになったと考えられる。本研究の成果は、先行研究とも整合的である。凡庸性の高い手法の開発により、今後、鳥類をはじめとする絶滅主竜類の繁殖様式の理解が進むと期待される。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Uematsu Rina, Tanaka Kohei, Kozu Shohei, Isaji Shinji, Shimojima Shizuo	4. 巻 10.1080/08912963.2022.2142910
2. 論文標題 Fossil eggshells from the Early Cretaceous Okurodani Formation, northern central Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Historical Biology	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1080/08912963.2022.2142910	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 Tanaka Kohei, Anvarov Otabek Ulugbek Ogli, Zelenitsky Darla K., Ahmedshaev Akhmadjon Shayakubovich, Kobayashi Yoshitsugu	4. 巻 8
2. 論文標題 A new carcharodontosaurian theropod dinosaur occupies apex predator niche in the early Late Cretaceous of Uzbekistan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 1-10
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1098/rsos.210923	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Ikeda Tadahiho, Ota Hidetoshi, Tanaka Tomonori, Ikuno Kenji, Kubota Katsuhiro, 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 -
1. 著者名 Tanaka Kohei, Zelenitsky Darla K., Therrien Francois, Ikeda Tadahiho, Kubota Katsuhiro, Saegusa Haruo, Tanaka Tomonori, Ikuno Kenji	4. 巻 114
2. 論文標題 Exceptionally small theropod eggs from the Lower Cretaceous Ohyamashimo Formation of Tamba, Hyogo Prefecture, Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Cretaceous Research	6. 最初と最後の頁 104519
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.cretres.2020.104519	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 該当する

1. 著者名 田中 康平	4. 巻 12
2. 論文標題 シルクロードの恐竜化石：恐竜研究がもたらすもの	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 文明のクロスロード	6. 最初と最後の頁 573-581
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 Therrien Francois, Zelenitsky Darla K., Voris Jared T., Tanaka Kohei	4. 巻 -
2. 論文標題 Mandibular force profiles and tooth morphology in growth series of Albertosaurus sarcophagus and Gorgosaurus libratus (Tyrannosauridae: Albertosaurinae) provide evidence for an ontogenetic dietary shift in tyrannosaurids	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Canadian Journal of Earth Sciences	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) 10.1139/cjes-2020-0177	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 該当する

〔学会発表〕 計17件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 8件）

1. 発表者名 田中 康平, 沼澤輝久, 大友絢琳, 藤崎渉, 池端慶, 松井洋平, 吉田英一
2. 発表標題 卵殻化石：ありふれた化石から新しい情報を読み解く
3. 学会等名 日本古生物学会第172 回例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 久保田克博・田中康平・池田忠広・田中公教・定森佑夏
2. 発表標題 兵庫県丹波地域の下部白亜系篠山層群大山下層から発見された主竜類および車軸藻化石の分類学的帰属の検討
3. 学会等名 日本古生物学会第172回例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Kohei Tanaka, Waisum Ma, Darla K. Zelenitsky, and Rongjun Chen
2. 発表標題 A diverse dinosaur egg assemblage from the mid-Cretaceous Jinhua Formation, Zhejiang Province, China
3. 学会等名 Society of Vertebrate Paleontology 82nd Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Rina Uematsu, Kohei Tanaka, Shohei Kozu, Shinji Isaji, Shizuo Shimojima
2. 発表標題 Turtle and theropod eggshells from the Hauterivian to Barremian of Okurodani Formation, northern central Japan
3. 学会等名 Society of Vertebrate Paleontology 82nd Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 池田忠広・太田英利・田中公教・生野賢司・久保田克博・田中康平
2. 発表標題 兵庫県の下部白亜系篠山層群大山下層から記載されたモンスターサウリアの一種 <i>Morohasaurus kamitakiensis</i> (有鱗目: オオトカゲ下目) のもつ系統学的, 生物地理学的示唆について
3. 学会等名 日本爬虫両棲類学会第61回沖縄大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Tanaka Kohei, Anvarov Otabek
2. 発表標題 Dinosaurs from Uzbekistan
3. 学会等名 文明のクロスロード14 国際会議 比較類型研究のプリズムを通して、異なる文化、民族性、言語の相互理解 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 田中 康平, Otabek A., Zelenitsky D.K., Ahmedshaev A., 小林快次
2. 発表標題 ウズベキスタン共和国の上部白亜系ピセクティ層から産出したカルカロドントサウルス類恐竜
3. 学会等名 日本古生物学会2022年例会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Therrien F., Zelenitsky D.K., Voris J.T., Tanaka Kohei
2. 発表標題 Timing of ontogenetic niche shift in <i>Albertosaurus sarcophagus</i> and <i>Gorgosaurus libratus</i> (Tyrannosauridae: Albertosaurinae) indicated by mandibular biomechanical properties and ontogenetic changes in tooth morphology and bite force
3. 学会等名 The Society of Vertebrate Paleontology 81st Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 植松 里菜, 田中 康平, 高津 翔平, 伊佐治 鎮司, 下島 志津夫
2. 発表標題 岐阜県高山市荘川町から産出したカメ類・恐竜類の卵殻化石
3. 学会等名 日本古生物学会2021年年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 深澤春香, 田中 康平, 中島保寿
2. 発表標題 Preliminary reports on the ecology of Cretaceous pantrionychian turtles based on the carapace bone histology
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2021年大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Tanaka Kohei, Anvarov Otabek Ulugbek Ogli, Ahmedshaev Akhmadjon Shayakubovich, Kobayashi Yoshitsugu
2. 発表標題 A large neovenatorid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Bissekty Formation (Turonian), Uzbekistan
3. 学会等名 Society of Vertebrate Paleontology 80th Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Tanaka, K., Kobayashi, Y., Zelenitsky, D.K., Therien, T., Lee, Y.-N., Barsbold, R., Kubota, K., Lee, H.-J., Chinzorig, T., Iderskaikhan
2. 発表標題 Colonial nesting ground from Late Cretaceous Mongolia reveals nest attendance behavior in a non-avian theropod
3. 学会等名 First Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kobayashi, Y., Nishimura, T., Takasaki, R., Chiba, K., Fiorillo, A.R.I., Tanaka, K., Chinzorig, T., Sato, T., Sakurai, K.
2. 発表標題 A nearly complete skeleton of a hadrosaurine dinosaur (Dinosauria: Hadrosauridae) from the marine deposits of the Late Cretaceous Hakobuchi Formation, Yezo Group, Japan
3. 学会等名 First Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kobayashi, Y., Nishimura, T., Takasaki, R., Chiba, K., Fiorillo, A.R.I., Tanaka, K., Chinzorig, T., Sato, T., Sakurai, K.
2. 発表標題 A new crested hadrosaurine (Dinosauria: Hadrosauridae) from the marine deposits of the Late Cretaceous Hakobuchi Formation (Maastrichtian), Yezo Group, Japan
3. 学会等名 Society of Vertebrate Paleontology 79th Annual Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019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, Zelenitsky, D., Therrien, F.
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 日本古生物学会第169回例会
4. 発表年 2020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 兵庫県丹波市から発見された獣脚類恐竜の卵・卵殻化石
3. 学会等名 日本古生物学会第169回例会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Kuhn, N., Tanaka, K., Zelenitsky, D.K., Therrien, F.
2. 発表標題 Body mass estimation of avian embryos using bone dimensions
3. 学会等名 日本古生物学会第169回例会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計11件

1. 著者名 日本古生物学会 (分担執筆)	4. 発行年 2023年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 790
3. 書名 古生物学の百科事典	

1. 著者名 鈴木まもる（作・絵），田中康平（監修）	4. 発行年 2021年
2. 出版社 徳間書店	5. 総ページ数 32
3. 書名 としよかんのきょうりゅう	

1. 著者名 田中康平	4. 発行年 2021年
2. 出版社 創元社	5. 総ページ数 416
3. 書名 恐竜学者は止まらない！	

1. 著者名 マイケル・J・ベントン，久保田克博，千葉謙太郎，田中康平，喜多直子	4. 発行年 2021年
2. 出版社 創元社	5. 総ページ数 352
3. 書名 恐竜研究の最前線	

1. 著者名 ダレン・ナイシュ、ジョン・ウッドワード、田中 康平、喜多 直子	4. 発行年 2020年
2. 出版社 創元社	5. 総ページ数 208
3. 書名 恐竜と古代の生き物図鑑	

1. 著者名 NHK「子ども科学電話相談」制作班、小林 快次、田中 康平	4. 発行年 2020年
2. 出版社 NHK出版	5. 総ページ数 128
3. 書名 NHK子ども科学電話相談 恐竜スペシャル!	

1. 著者名 ダレン・ナイシュ、クリス・バーカー、ダレン・ナイシュ、田中 康平、喜多 直子	4. 発行年 2020年
2. 出版社 創元社	5. 総ページ数 160
3. 書名 あの恐竜どこにいた？ 地図で見る恐竜のくらし図鑑	

1. 著者名 丸山貴史、田中康平、マツダユカ	4. 発行年 2020年
2. 出版社 西東社	5. 総ページ数 192
3. 書名 いまさら恐竜入門	

1. 著者名 マーク・A・ノレル、田中 康平、久保 美代子	4. 発行年 2020年
2. 出版社 化学同人	5. 総ページ数 240
3. 書名 アメリカ自然史博物館 恐竜大図鑑	

1. 著者名 上田 恵介, 田中啓太, 伊澤栄一, 森本元, 相馬雅代, 三上かつら, 関伸一, 齋藤武馬, 杉田典正, 泉洋江, 久井貴世, 江田真毅, 田中康平, 綿貫豊, 出口智広, 笠原里恵, 森さやか, 森口紗千子, 浅井芝樹, 佐藤雪太	4. 発行年 2019年
2. 出版社 一色出版	5. 総ページ数 432
3. 書名 遺伝子から解き明かす鳥の不思議な世界	

1. 著者名 小林 快次, 田中 康平, オガワユミエ, 高橋 進	4. 発行年 2019年
2. 出版社 小学館	5. 総ページ数 32
3. 書名 小学館の図鑑NEO まどあけずかん きょうりゅう	

〔産業財産権〕

〔その他〕

筑波大学 研究者総覧 https://trios.tsukuba.ac.jp/researcher/0000004240

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
---------	---------

カナダ	カルガリー大学	王立ティレル古生物博物館		
ウズベキスタン	国家地質博物館			
アルゼンチン	Museo Argentino de Ciencias Naturales			