

令和 6 年 5 月 30 日現在

機関番号：37111

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2023

課題番号：18K03828

研究課題名(和文)比較解剖学的・組織学的手法による古生物の嘴の復元

研究課題名(英文) Reconstruction of beaks in extinct vertebrates using comparative anatomical and histological methods

研究代表者

田上 響 (Tanoue, Kyo)

福岡大学・理学部・准教授

研究者番号：30578787

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)：骨と角質からなり、多様な形態と機能を持つ脊椎動物の嘴を、化石分類群でより確からしく復元するべく、現生標本のクチバシ角質部の解析を基に、化石標本の角質部の分布調査を試みた。現生鳥類のクチバシの微細構造解析では、角質部の3層構造を確認した。紫外線蛍光撮影の結果、現生鳥類の頭骨で角質部に覆われる領域は概ね一色を呈し、覆われない領域は色が異なり、化石鳥類でも不明瞭だが色の異なる領域が見られた。CT画像を用いた角竜類恐竜の上顎化石での血管神経管形態の三次元復元では、歯列周辺と異なる吻部での形態が、角質の分布域と対応する可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

角質のクチバシは、歯と並んで脊椎動物の重要な摂餌器官である。クチバシを持つ現生脊椎動物は主に鳥類とカメ類であるが、これらはクチバシのみを持つ。古脊椎動物では、クチバシのみならず、本研究で扱った角竜類恐竜のように、クチバシと歯をともに持つと考えられる分類群も存在したが、クチバシと歯の機能の違いは未解明である。本研究の成果は、より確からしいクチバシ角質部の復元手法を編み出すことで、現在だけでなく過去の脊椎動物の形態的な多様性、ひいてはそれらの機能を理解することでクチバシを持つ古脊椎動物の、生息当時の環境への適応を明らかにすることに寄与することが期待される。

研究成果の概要(英文)：Vertebrate beaks, which are composed of bone and keratin, have diverse morphology and functions. To reconstruct keratinous beaks of extinct beaked vertebrates more accurately, beaks of extant specimens were analyzed to estimate the distribution of keratin in fossil specimens. Microstructure analysis of extant avian specimens revealed tri-layered structure of keratin. In UV photoluminescence analysis, the colors of bony beaks were different from those of bone not covered by keratin. Regions of different colors were also seen in fossil avian specimens. Three-dimensional reconstruction of neurovascular canals in upper jaws of ceratopsian dinosaurs show different distributions in tooth row region and rostra. The difference may indicate the distribution of keratin in the rostra.

研究分野：古生物学

キーワード：嘴 骨 角質

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

角質(ケラチン質)のクチバシは、歯と並んで脊椎動物の重要な摂餌器官である。現生脊椎動物では主に鳥類とカメ類に見られ、肉食から植物食まで幅広い食性の分類群が含まれる。クチバシの形状は生態と密接に関係しているとされている。古脊椎動物では、クチバシのみならず、クチバシと歯をともに持つと考えられる分類群も存在した。ほとんど化石に残らないクチバシの角質部は、歯が無ければ存在したとされ、その形態復元は不確かな推測に頼っているのが現状である。クチバシの角質部と骨質部の形態的・位置的関係を、現生分類群のクチバシを解析して確認した上で、化石分類群のクチバシの骨形態から、角質部をより正確に復元する必要がある。

また、クチバシと歯には摂餌機能の幅に違いがあると予想される。現生種のクチバシは歯と同様に種子を割り、肉を引きちぎることができる。一方で、堅い食物をすり潰せる(咀嚼できる)のは歯だけである。なお、クチバシと歯が共存したとされる絶滅種では、例外なくクチバシが歯より前方に発達した。このうち角竜類恐竜では、クチバシの咬合力が、より後方にある歯の咬合力を下回ることが力学的解析により示された(Tanoue et al. 2009)。しかし、クチバシと歯が共存する摂餌器官では、クチバシの後端の位置は未解明であり、クチバシと歯の機能の差異は解明されていない。

さらに、啄む、齧る、掘るなど、歯に強い力が加わる分類群では歯根が頭骨の深くまで伸びるような適応が必要だが、クチバシを持つ分類群は、歯根を収める必要がない。また、歯は骨表面に密着もしくは貫入させることで固定される。一方、角質は歯のエナメルほどの硬さは無いが、骨表面を覆うよう成長するため、歯のような固定は必要ない。以上の点が、角質と歯の機能的な限界の違いを示し得るとともに、頭骨全体のデザインに大きく影響すると考えられる。クチバシと歯の取舍選択の過程が、脊椎動物の食性進化に大きく影響したと予想される。

### 2. 研究の目的

#### (1) 現生脊椎動物におけるクチバシの角質の分布調査

現生分類群におけるクチバシ骨質部の栄養孔の分布および角質部の形状を把握する。

#### (2) 角質部の層構造とその分布調査

クチバシ角質部を構成する各層の始点・分布・厚みを調査する。

#### (3) 古脊椎動物の骨質のクチバシの形状・分布調査

(1)、(2)の成果、化石分類群のクチバシの骨質形状および保存された微細構造から、角質部の三次元形状を復元する。

#### (4) クチバシを持つ脊椎動物の摂餌器官の進化と頭部デザインとの関係の検証

(1)~(3)を総括し、脊椎動物のクチバシがどのような進化の過程を経て、摂餌器官において歯と並ぶ重要な役割を担うに至ったのかを考察する。さらに頭部全体のデザインの進化に及ぼすクチバシの影響を検証する。

### 3. 研究の方法

(1) 現生鳥類のクチバシを用いて、その角質部の微細構造の解析を 薄片の偏光顕微鏡観察による消光位の確認、走査型電子顕微鏡による角質部の断面観察、X線小角散乱法による繰り返し構造の有無の確認の3手法により行った。

(2) 現生鳥類のクチバシ骨質部の紫外線蛍光撮影を行い、角質部に覆われた領域と覆われない領域の色の違いを検証した。また、クチバシの骨質部と角質部の間にある結合組織の分布調査のため、現生鳥類標本をリンモリブデン酸液に浸し、染色した上で、同様の撮影を行った。次いで化石鳥類の標本でも同様の撮影を行い、角質部に覆われたであろう領域の識別を試みた。

(3) 現生鳥類と化石鳥類のクチバシ骨質部を蛍光X線分析にて、非破壊での標本表面の元素分析を実施し、角質部に覆われた領域と覆われない領域での元素分布の違いを検証した。分析は標本の外側、内側ともに前後方向に複数点で実施した。

(4) CT撮像およびフォトグラメトリによる現生標本および角竜類恐竜の化石標本の三次元データの収集を行い、クチバシ角質部と、クチバシに伸びる三叉神経および血管の通った血管神経管の分布との関連を調査した。

(5) 本研究にて調査した、漸新統杵島層群より産出した骨質歯鳥の下顎化石をCTスキャンし、そのクチバシや骨質歯と呼ばれる、顎に並ぶ円錐形の骨の突起の内部構造を確認し、他の骨質歯鳥標本との形態比較を行った。

#### 4. 研究成果

(1) 現生鳥類のクチバシの角質部の微細構造解析により、角質部が外層、中間層、内層の3層構造になっていること、また外層内に背腹(上下方向の)軸で一定間隔の繰り返しを示す、更に微細な層構造があることが明らかとなった。また3層の分布とクチバシ骨質部との位置関係も確認できた。鳥類に関する上記の結果は、少なくとも一部の古脊椎動物のクチバシ角質部の復元に寄与することが期待される。また偏光顕微鏡観察という地球科学的手法と、組織学的手法を組み合わせることで、鳥類のクチバシ角質部の微細構造、とりわけ角質内のコラーゲンの走向を明らかにした点において、本調査の成果は一定の評価を頂いたものと思われる。

(2) 紫外線蛍光撮影による角質部の分布調査では、現生分類群の複数の頭骨標本で角質部に覆われる領域は概ね一つの色を呈し、その後端付近において、色の異なる領域との境界が見られた。ただしリンモリブデン酸により染色した標本は染色期間が長過ぎたためか、目的とする結合組織以外も同色に染まってしまい、今後目的に見合った染色期間を探る必要がある。化石鳥類標本の紫外線蛍光撮影の結果、表面に色の異なる領域が確認された。調査できた化石標本は少なく、明確にクチバシ角質部の分布を判別できる結果は得られなかったものの、可視光では確認できない角質部の分布を、紫外線蛍光撮影により調査できる可能性が示唆された。

(3) 蛍光X線分析による元素分布の調査では、化石標本において、表面は基質の細粒砂岩に類似する値を示した。現生標本よりも化石標本で高い値を示した成分は、化石化の過程で標本に取り込まれたと考えられる。対象的に内部では、非生物起源の元素への置換は表面ほど進まなかったことが示された。結果として、クチバシ角質部に関してよりも、化石化に関する知見が多く得られた。

(4) クチバシの領域に伸びる血管神経管の分布調査では、クチバシと歯をともに持つと考えられている角竜類恐竜の上顎化石のCT画像をもとに、血管神経管形態の三次元復元を行った。その結果、血管神経管は、歯列の領域では主要な管から外側に太く短い枝がまばらに分岐するのに対し、クチバシが存在したとされる吻部の領域では前方に多岐に広がっていた。また、基盤的(初期の)角竜類よりも派生的(進化した)角竜類の血管神経管の方が、吻部でより複雑な分布を示した。吻部の領域で見られる血管神経管の形態パターンは、角質部への栄養供給と関係していると解釈でき、上顎内での血管神経管形態の違いは、クチバシ角質部の分布域と対応している可能性が示唆された。したがって、血管神経管形態から、間接的にクチバシ角質部の分布を復元できることが期待される。

(5) 漸新統杵島層群より産出した骨質歯鳥類標本の調査において、骨質歯鳥類複数種の顎のサイズを比較すると、杵島層群産標本は中間サイズであることが確認された。さらに他の骨質歯鳥類の顎に見られる骨質歯は、大きさの異なるものが規則的に並んでいるのに対し、杵島層群産標本ではほぼ同じ大きさの骨質歯があるのみである。杵島層群産標本のCTスキャンによる観察の結果、骨質歯とされる部位は歯骨内部にも骨質歯から続く構造が確認できた他、骨質歯の間の歯骨(下顎の骨)内部にも周囲の骨とは異なる凹み状の構造が見られた。以上より、化石の保存状態の比較も含めて更なる検証が必要であることが分かった。

#### <引用文献>

Tanoue, K., Grandstaff, B. S., You, H., Dodson, P., Jaw mechanics in basal Ceratopsia (Ornithischia, Dinosauria), *Anatomical Record*, 292 巻, 2009, 1352 - 1369

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 Yukine Urano, Yasunobu Sugimoto, Kyo Tanoue, Ryoko Matsumoto, Soichiro Kawabe, Tomoyuki Ohashi, Shin-ichi Fujiwara	4. 巻 235
2. 論文標題 The sandwich structure of keratinous layers controls the form and growth orientation of chicken rhinotheca	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Anatomy	6. 最初と最後の頁 299 ~ 312
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/joa.12998	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 3件）

1. 発表者名 Kyo Tanoue, Shintaro Ichikawa, Tomoyuki Ohashi
2. 発表標題 Chemical preservation of a pelagornithid mandible from the Oligocene Kishima Group, southwestern Japan
3. 学会等名 82nd Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 坂根 広大、河部 壮一郎、田上 響
2. 発表標題 Liaoceratopsにおける上顎内血管神経管の分布領域の違いによる形態学的変異について
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 田上 響、市川 慎太郎、大橋 智之
2. 発表標題 漸新統杵島層群産骨質歯鳥類の下顎化石の元素分布解析
3. 学会等名 日本地質学会西日本支部第173回例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 田上 響、河部 壮一郎、大橋 智之
2. 発表標題 漸新統芦屋層産カツオドリ目上嘴化石における嘴鞘の分布
3. 学会等名 日本地質学会西日本支部第172回例会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yukine Urano, Yasunobu Sugimoto, Kyo Tanoue, Ryoko Matsumoto, Soichiro Kawabe, Tomoyuki Ohashi, Shin-ichi Fujiwara
2. 発表標題 The tri-layered keratinous sheath on the upper beak bone of chicken and its relevance to the form and growth orientation of the beak
3. 学会等名 12th International Congress of Vertebrate Morphology (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 浦野 雪峰、杉本 泰伸、田上 響、松本 涼子、河部 壮一郎、大橋 智之、藤原 慎一
2. 発表標題 トリのクチバシ角質部の層構造から予想するクチバシの成長様式
3. 学会等名 日本古生物学会2018年年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 田上 響、大橋 智之、浦野 雪峰、河部 壮一郎、藤原 慎一、松本 涼子
2. 発表標題 漸新統杵島層産骨質歯鳥類の下顎における嘴鞘の部分的分布
3. 学会等名 日本地質学会西日本支部第170回例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kodai Sakane、Yiming He、Kyo Tanoue、Yuji Takakuwa、Soichiro Kawabe
2. 発表標題 Morphological variation in different distributions of neurovascular canals in the upper jaws of ceratopsian dinosaurs: toward estimation of the distribution of the keratinous beak
3. 学会等名 2nd Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大橋 智之、田上 響
2. 発表標題 古第三系漸新統杵島層群産骨質歯鳥類下顎化石の再検討
3. 学会等名 日本古生物学会第173回例会
4. 発表年 2024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	松本 涼子 (Matsumoto Ryoko)  (00710138)	神奈川県立生命の星・地球博物館・企画情報部・学芸員  (82709)	
研究分担者	大橋 智之 (Ohashi Tomoyuki)  (20584519)	北九州市立自然史・歴史博物館・自然史課・学芸員  (87101)	
研究分担者	藤原 慎一 (Fujiwara Shin-ichi)  (30571236)	名古屋大学・博物館・講師  (13901)	

6. 研究組織（つづき）

	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	河部 壮一郎  (Kawabe Soichiro)  (50728152)	福井県立大学・恐竜学研究所・准教授    (23401)	

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	南京古生物博物館			