

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 16 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2012～2014

課題番号：24540494

研究課題名(和文) 恐竜の食性復元と鳥類の起源におけるその意義

研究課題名(英文) Diet evolution of theropods dinosaurs and its implication to the origin of birds

研究代表者

小林 快次 (Kobayashi, Yoshitsugu)

北海道大学・学内共同利用施設等・准教授

研究者番号：70400033

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：本研究によって、「恐竜の食性復元」と「鳥類の起源」という2つの大きなテーマに沿った研究であった。獣脚類恐竜の鳥類進化において、植物食化が大きな鍵となり、またこれまで認識されていた以上に、獣脚類恐竜に植物食性の多様化が行われていたことが判明した。その多様化が顕著に現れていたのが、テリジノサウルス類とオルニトミモサウルス類である。テリジノサウルス類は口内消化と消化器官の発達、オルニトミモサウルス類は胃石と筋肉質な胃と、それぞれ異なった手法によって植物食性を実現させた。この植物食性に対する多様化が、種と生態の多様化に繋がり、鳥類の起源へと導かれていったと考えられる。

研究成果の概要(英文)：This study focuses on the diet evolution of theropods dinosaurs and its implication to the origin of birds. The evolution of herbivory in theropod dinosaurs is a key to understand the shift from non-avian to avian dinosaurs. My study suggests that the diversity of herbivory in theropods is greater than previously thought, and the extremities are therizinosauers and ornithomimosauers. Therizinosauers developed more efficient oral and gastrointestinal digestion, whereas ornithomimosauers had gastroliths and muscular stomach to become herbivory. This diversity in digestion may have had led to the diversity in species and ecology, which may a driving force to the bird origin.

研究分野：古生物学

キーワード：化石 進化

1. 研究開始当初の背景

現在、中生代の小型獣脚類恐竜(コエルロサウルス類:カルノサウルス類よりも鳥類に近縁な獣脚類恐竜)から鳥類が進化したという説が定着しているが、その進化過程は未だ研究が続けられている。その1つに食性の進化についての議論があり、また食性の解明は当時の生態系を理解する上で重要である。獣脚類を除く恐竜類のほとんどが植物食性であることが知られているが、近年になって獣脚類の中でもいくつかの群が植物食性であったという考えがある。さらに、マニラプトル類(コエルロサウルス類の一群でオルニトミムスよりも鳥類に近縁な獣脚類)の祖先の食性は、元々雑食か植物食であり、ティラノサウルス類などが二次的に肉食に進化した可能性も指摘されている(Zanno, et al., 2009; Zanno, 2010)。食性解明に最も直接的で有力な証拠は胃の内容物が化石として見つかることであるが、そのような例は稀であった。

私の恐竜の食性復元研究は、1997年に遡る肉食恐竜と呼ばれていた獣脚類恐竜のグループであるオルニトミムサウルス類に、植物食恐竜がいたということをも胃石の分析によって証明し、1999年Natureに出版している(Kobayashi, et al., 1999)。この研究は、食性復元の先駆者的な論文となっているが、当時は食性の変化が恐竜類の起源や鳥類の起源に大きく影響しているということは重要視されていなかった。しかし、その後多くの論文で、恐竜類や鳥類の起源における食性進化の重要性についての論文が出版され、注目を浴びている(Nesbitts, et al., 2009; Brusatte, et al., 2010; Zanno, et al., 2009; Zanno, 2010)。

また、私も平成18年から平成21年までの科学研究費補助金基盤研究(B)の助成によって、恐竜類の脳の構造の研究を行ってきた。この研究は、脳の形態に着目し、恐竜類から鳥類へ進化過程と恐竜類の生態復元を追求したものである。この研究により、脳の嗅球の大きさを見ることで恐竜の食性がある程度復元できることが可能になった(Zelensky, et al., 2008)。この研究結果は、先に紹介したマニラプトル類が雑食か植物食という説と一致せず、肉食性が原始的な状態であり、その後派生的に植物食性やさらなる肉食性を進化させた可能性を示唆した。

2. 研究の目的

脊椎動物の進化史には、4回にわたるマク口進化が起きた。そのうちの 하나가、飛翔の獲得であり、鳥類の起源である。鳥類は、約1億5,000万年前には、恐竜類から派生し進化を遂げ、空を支配する。この進化過程がどのように起こったのか未だ謎が多い。鳥類に進化していった恐竜たちは、当時生きていた動物たちよりも優勢だったから鳥類へと進化できたのか、それとも劣勢が故に独自の二

ッチを開発し鳥類への進化したのか。この謎を解明するには、鳥類へと進化する恐竜類がその生態系の中でどの位置を占めていたのか、または何を食べていたのかということが重要な鍵になる。今回の研究は、骨格や歯の構造、胃石の分析、そして胃の内容物を解析することにより、食性の復元と進化の解明をするものである。この研究によって、食性の進化と当時の生態系の復元が可能になる。

上記で紹介した先行研究では、まだまだ断片的な化石記録を基にしてでしか議論がされていない。今回の研究の特徴は、私たちによって、より多くの化石がすでに掘り出されそれらの研究が可能であることだ。さらには、近年になって胃石を伴った化石が数多く発見されているにもかかわらず、あまり注目されていないことにある。

2006年から2010年まで、韓国地質資源研究所や北大総合博物館が中心になり、モンゴルのゴビ砂漠西部において大規模な恐竜発掘調査が行われた。また、同時期の2006年から現在までモンゴル科学アカデミーと北海道大学総合博物館との共同調査によって、モンゴルゴビ砂漠東部の恐竜発掘が行われている。さらには、2007年から現在まで中国科学院地質研究所と北海道大学総合博物館において中国遼寧省と河南省の恐竜化石が発掘されている。これらの調査から、主な小型獣脚類のクレードである恐竜化石が発見された。特に、肉食か植物食、または雑食なのかという議論になっている、コンプソグナトゥス類、オルニトミムサウルス類、テリジノサウルス類、オピラプトロサウルス類の保存状態の良い化石が発見された。これらの標本は、これまで断片的であった化石記録をより連続的なものとし、食性の復元とその進化の解明が可能となる。これらの標本を用いて、骨格や歯の構造、胃石の分析、そして胃の内容物を解析する。

骨格の構造という点から、特に頭骨と前肢に注目し、食べ物の採取に伴った機能を探る。植物食の特徴とされる頭骨に見られる形態をCTスキャンや3Dレーザースキャンで画像化し比較する。顎の関節可動範囲、有限要素解析によって、その機能を解析する。また、前肢についても同様でスキャンし三次元画像やレプリカを用い、骨の関節の可動範囲を推定し、前肢の機能を推測する。歯の構造は、顕微鏡やSEMを用いることで、鋸歯と摩擦面の構造を分析し、アゴの動きや食性を復元する。さらに、私たちが発見したコンプソグナトゥス類とオルニトミムサウルス類の未記載の標本や他の獣脚類(ティラノサウルス類、ケラトサウルス類、カルノサウルス類、基盤的なコエルロサウルス類など)には胃石が残されており、これらを分析比較し、胃石の進化を解明する。最後に、胃の内容物が残されている標本も数多く発見されており、これらの化石は恐竜の食性を知る上で直接的な証拠であり、最も重要な標本ともいえる。

現在のところ、カルノサウルス類、コンプソグナトウス類、ティラノサウルス類、オルニトミモサウルス類の胃の内容物を研究する予定であり、これらの恐竜が具体的にどのようなものを食べており、当時の生態系においてどのような位置を占めていたかの復元を試み、恐竜類はどのような位置に立たされていたから鳥類へと進化していくのかという考察が可能となる。中には、内蔵の構造を残すものまであり、鳥類への進化過程の解明に一石を投じるものである。

3. 研究の方法

研究方法は、「頭骨や歯、腕の構造解析」「胃石の解析」「胃の内容物の分析」の大きく3つに分けることができる。「頭骨や歯、腕の構造解析」は、三次元データやレプリカにより解析し、また微細構造においては実体顕微鏡やSEMを使って行われる。「胃石の解析」と「胃の内容物の分析」に関しては、韓国を中心に資料を集め、当機関で処理され分析を行う。また、これらにおいて重要な標本が、ヨーロッパ、アフリカ、アジア、北米、南米の研究機関に保管されているため、それらを訪れて研究を行う。平成24年度には比較的基盤的な獣脚類と基盤的なコエルロサウルス類、平成25年度と平成26年度にはコエルロサウルス類と系統樹に沿って観察を行っていく予定である。

頭骨や歯、腕の構造解析：CTスキャン（韓国地質資源研究所所有）やレーザー3Dスキャン（北海道大学総合博物館所有）によってデータ収集される。三次元構築は、当機関にあるRapidformやAvizoを使って行われる。多くの頭骨は潰れており本来の3次元の構造を持っていないため、骨の関節や構造に集中する予定である。一方で、腕の構造は三次元構築する。また、歯の微細構造を観察するために、実体顕微鏡によりデジタル解析する。さらなる微細構造は、本機関にあるSEMを使って分析する。

胃の内容物の分析：恐竜の胃の内容物は、未記載の標本や未発表の標本を研究する。具体的な標本として、モンゴル産タルボサウルス（ティラノサウルス科、モンゴル科学アカデミーおよび韓国地質資源研究所）、モンゴル産新属新種のオルニトミモサウルス類（韓国地質資源研究所）、モンゴル産未記載テリジノサウルス類（韓国地質資源研究所）、中国産（コンプソグナトウス類およびテリジノサウルス類、中国地質研究所）、アメリカ産アロサウルスとポルトガル産ローリンハノサウルス（カルノサウルス類、ローリンニヤ自然史博物館）を同定し分析する。

胃石の解析：モンゴルから発掘された標本のほとんどは、モンゴル科学アカデミーか韓国地質資源研究所に保管されている。胃石を分離し日本において分析を行う。胃石の残されている位置、数、3軸の長さ（実体顕微鏡使用）、研磨度、円磨度などをデータ化し、

比較分析を行う。また、モンゴル以外から発見されたものについては、それぞれの機関で観察し、データ収集を行う。

4. 研究成果

本研究によって、「恐竜の食性復元」と「鳥類の起源」という2つの大きなテーマに沿った研究が実現した。獣脚類恐竜の鳥類進化において、植物食化が大きな鍵となり、またこれまで認識されていた以上に、獣脚類恐竜に植物食性の多様化が行われていたことが判明した。その多様化が顕著に現れていたのが、テリジノサウルス類とオルニトミモサウルス類である。

テリジノサウルス類は、中国・モンゴル・米国の白亜系から発見されている、特異な獣脚類恐竜だ。今回の研究により、その植物食性が選りすぐれていた物であり、典型的な植物食の鳥脚類や角竜類に見られる特徴に類似し、顎をかみ合わせたときに、その衝撃に耐え植物繊維を擦りきりやすいようになっていることを明らかにした。これを*PlosOne*に論文として出版した。

また、オルニトミモサウルス類も、テリジノサウルス類同様に、主に中国・モンゴル・米国の白亜系から発見されている植物食の獣脚類恐竜だ。テリジノサウルス類と異なり、非常に保守的な進化をし、数千万年に渡ってその基本的構造を変えていない。しかし、私たちの新しい発見により、オルニトミモサウルス類も植物食性に伴って多様に進化していることを示唆した。これは、*Nature*に論文が出版した。

さらに、骨格には表されていないが、体毛（羽毛）にも植物食獣脚類の多様性を示唆した。カナダ・アルバータ州から発見されたオルニトミムスの標本を研究し、翼の起源を明らかにした。北米大陸初の記録となり、また翼を持つ獣脚類として最も原始的な記録となった。翼の形成が性成熟のタイミングと合っていることから、獣脚類における翼の起源は、繁殖行動にあると考えられた。これらの内容を*Science*に論文出版した。

その他、多くの研究を行ってきた結果、非鳥類型獣脚類が鳥類に進化するにあたって、鳥類起源において食性の多様性が重要であることがわかった。今後は、この多様性の現象をより詳細に調べていきたい。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕(計 12 件)

1. Lee, Y., Barsbold, R., Currie, P., Kobayashi, Y., Lee, H., Godefroit,

- P., Escuillie, F., and Chinzorig, T. 2014. Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*. *Nature* (impact factor: 42.351) 515:257-260. doi:10.1038/nature13874.
2. Fiorillo, A. R., Hasiotis, S. T., and Kobayashi, Y. 2014. Herd structure in Late Cretaceous polar dinosaurs: a remarkable new dinosaur tracksite, Denali National Park, Alaska, USA. *Geology* (impact factor: 4.638) 42: 719-722.
 3. Cullen, T. M., Evans, D. C., Ryan, M. J., Currie, P. J., and Kobayashi, Y. 2014. Osteohistological variation in growth marks and osteocyte lacunar density in a theropod dinosaur (Coelurosauria: Ornithomimidae). *BMC Evolutionary Biology* (impact factor: 3.41) 14: 231-244.
 4. Iijima, M. and Kobayashi, Y. 2014. Convergences and trends in the evolution of the archosaur pelvis. *Paleobiology* (impact factor: 2.456) 40: 608-624.
 5. Cullen TM, Ryan MJ, Schröder-Adams C, Currie PJ, Kobayashi Y. 2013. An ornithomimid (Dinosauria) bonebed from the Late Cretaceous of Alberta, with implications for the behavior, classification, and stratigraphy of North American ornithomimids. *PLoS ONE* 8(3): e58853. doi:10.1371/journal.pone.0058853
 6. Pu, H., Kobayashi, Y.*, Lü, J., Xu, L., Wu, Y. 2013. An unusual basal therizinosaur dinosaur with an ornithischian dental arrangement from northeastern China. *PLoS ONE* 8(5): e63423. doi:10.1371/journal.pone.0063423 (*corresponding author)
 7. Zelenitsky, D. K., Therrien, F., Erickson, G. M., DeBuhr, C. L., Kobayashi, Y., Eberth, D. A., Hadfield, F. 2012. Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. *Science* 26: 510-514.
- 〔学会発表〕(計 33 件)
1. 小林 快次, Yuong-Nam Lee, Rinchen Barsbold, Darla Zelenitsky, 田中康平. 2014. 演題「モンゴルから初めて発見された恐竜営巣地でのテリジノサウルス類巢行動の解明」日本古生物学会163回例会, 兵庫県立人と自然の博物館 (兵庫県三田市)
 2. 小林快次, 西村智弘, 櫻井和彦, 千葉謙太郎, 田中康平, 佐藤たまき. 2014. 演題「北海道むかわ町穂別の上部白亜系函淵層(マーストリヒチアン階)から発見されたハドロサウルス科恐竜化石発見の報告」日本古生物学会163回例会, 兵庫県立人と自然の博物館 (兵庫県三田市)
 3. Kobayashi, Y., Tsogtbaatar, K., Kubota, K., Lee, Y., Lee, H., and Barsbold, R. 2014. 演題「NEW ORNITHOMIMID FROM THE UPPER CRETACEOUS BAYANSHIREE FORMATION OF MONGOLIA」74th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology (Berlin, Germany).
 4. 小林快次. 2014. 演題「モンゴルの上部白亜系ネメグト層のオルニトミモサウルス類」日本古生物学会164回例会, 豊橋市自然史博物館 (愛知県豊橋市)
 5. 小林快次. 2013. 演題「北米大陸

初の羽毛恐竜の発見と鳥類の翼起源の解明」日本古生物学会162回例会，横浜国立大学（神奈川県横浜市）

6. Kobayashi, Y., Lee, Y., Barsbold, R., Zelenitsky, D., Tanaka, K. 2013. 演題「FIRST RECORD OF A DINOSAUR NESTING COLONY FROM MONGOLIA REVEALS NESTING BEHAVIOR OF THERIZINOSAUROIDS」73th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology (Los Angeles, USA).
7. 小林 快次, Yuong-Nam Lee, Junchang Lü, Michael Ryan, Phillip Currie, Rinchen Barsbold. 2012. 演題「モンゴルの上部白亜系ネメグト層から発見されたオルニトミモサウルス類と胃石の進化」日本古生物学会2012年年会，名古屋大学（愛知県名古屋市）
8. 小林快次, Junchang Lü, Hanyong Pu, Li Xu, Yanhua Wu. 2012. 演題「中国遼寧省の下部白亜系義県層から発見されたテリジノサウルス類と食性の進化」日本古生物学会2012年年会，名古屋大学（愛知県名古屋市）
9. Kobayashi, Y., Lü, J., Pu, H., Xu, L., Wu, Y. 2012. 演題「ORNITHISCHIAN-LIKE DENTAL ARRANGEMENT IN A BASAL THERIZINOSAUR DINOSAUR FROM NORTHEASTERN CHINA」72th Annual Meeting of Society of Vertebrate Paleontology (Raleigh, USA).

〔図書〕(計 件)

〔産業財産権〕
出願状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

取得状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1)研究代表者：小林 快次
所属機関名・部局・職名：北海道大学・総合博物館・准教授
研究者番号：70400033

(2)研究分担者：無し

(3)連携研究者：無し