

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 30 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2013

課題番号：24740351

研究課題名(和文) 獣脚類恐竜における頭部(特に脳、内耳)及び頸部進化の形態学的・発生学的研究

研究課題名(英文) Morphological and developmental study on the evolution of the head (especially brain and inner ear) and neck in theropod dinosaurs

研究代表者

對比地 孝亘(Tsuihiji, Takanobu)

東京大学・理学(系)研究科(研究院)・講師

研究者番号：70597343

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円、(間接経費) 1,050,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、米国の博物館においてアメリカアリゲーターの透明標本の骨化シーケンスを観察した。また、ニワトリの有精卵を孵化直前まで孵卵しながらサンプルを定期的に固定することにより、発生ステージを追った標本を作成し、これらのμCTスキャン撮影を行うことによりその骨化シーケンスのデータを得た。この結果は、いままで報告されている他の鳥類のデータと整合的であった。また、北米およびアルゼンチンの博物館において、三畳紀から白亜紀までの化石主竜類の脳函及び頸椎についての形態データを得た。これらを元にした、形態進化パターンを明らかにするための形質マトリクスの作成を開始した。

研究成果の概要(英文)：A first, cleared-and-stained specimens of embryos of the American Alligator housed at a museum in the U.S. was observed for sequences of ossification patterns. Furthermore, fertilized eggs of the domestic chickens were incubated and were periodically fixed until immediately before hatching. These specimens were scanned using a CT scanner for obtaining data on ossification sequences. The obtained sequence is consistent with those of other birds published previously. In addition, fossil archosaur specimens ranging from the Late Triassic through Cretaceous in age were observed in museums in the U.S. and Argentina and morphological data on their braincases and necks were obtained. Based on these data, a character data matrix is now in making for analyzing patterns of evolution in these skeletal parts in archosaurs.

研究分野：数物系科学

科研費の分科・細目：地球惑星科学 層位古生物学

キーワード：脳函 頸椎 恐竜 主竜類

### 1. 研究開始当初の背景

現生鳥類は恐竜類、とくに獣脚類の生き残りである。鳥類の起源など恐竜類のマクロ進化のパターンは、発生学的なイベントのタイミングの変化など、発生学的な要因により大きく影響されていたことが示唆されている。しかしこの仮説の検定は、個体数が少ない恐竜化石の骨格の成長シークエンスに基づいた研究によりなされておりその精度は粗くならざるを得ない。一方で現生鳥類における孵化前の骨化の順序(シークエンス)の研究は近年行われているが、その結果と恐竜類の化石データからわかるマクロな形態進化とのパターンとの比較はほとんど行われていない。また以上のような過去の研究に共通して、恐竜の発生または進化的な考察は骨格系に関してのみ行われており、筋肉などの軟組織の進化パターンに関してはほとんど考察されていなかった。

### 2. 研究の目的

詳細なデータの得られる現生鳥類の骨格の形態変化シークエンスなどの発生学的データ、鳥類やその他の爬虫類の解剖から得られる筋肉などの軟組織の情報、さらに鳥類の起源を含む獣脚類の化石記録から判明するマクロな進化パターンを総合的に解析する。個体発生における形態変化と獣脚類恐竜の系統上で形態進化の相関関係や進化プロセスにおけるヘテロクロニーの影響を明らかにするためにその基礎データを収集する。

### 3. 研究の方法

(1) 化石の獣脚類を系統的に挟む現生分類群であるワニ類と鳥類において、胚の骨化シークエンスや、脳・内耳形態の成長のデータを取得。このために、博物館にすでに収蔵されている胚の透明標本の観察を行うとともに、扱いやすいニワトリ受精卵を用いて新たに発生シークエンスを追った胚標本のシリーズを作成する。これらの標本を $\mu$ CT撮影することにより、骨化シークエンスや、脳や内耳のエンドキャストの形態に関するデータを取得。また、肉眼で骨化シークエンスが確認できるように、骨格を染色した透明標本を作成する。

(2) 世界各地の博物館に収蔵されている獣脚類およびその比較の対象としての他の主竜型類(三畳紀後期~白亜紀)の頭骨(特に脳函部)および頸骨格系の形態データを収集する。その形質データマトリクスを作成し、これを今受け入れられている系統仮説上で最適化することにより、これらの部位の進化パターンを解析する。

(3) 現生鳥類や爬虫類の解剖を行い、頸部の筋肉系の形態と骨格形態の相関関係のデータを取得。この結果を化石に応用することにより、獣脚類におけるこれらの軟組織の進

化パターンを推測する。

### 4. 研究成果

(1) 米国・The Field Museum においてアメリカアリゲーター *Alligator mississippiensis* の胚の透明標本をステージ毎に観察し、特に頸椎を中心とする中軸骨格の骨化シークエンスについてのデータを取得。また、ニワトリ *Gallus gallus* の有精卵を孵化直前まで孵卵しながらサンプルを定期的に固定することにより、発生ステージを追った標本を作成した。このニワトリ胚の標本については、 $\mu$ CT スキャン撮影を行うことにより骨化シークエンスのデータを取得。この結果は、いままで報告されている他の鳥類の発生におけるデータと整合的であった。また、CT スキャンデータを基に脳および内耳形態の解析を行うために、エンドキャストの作成を継続中であるが、頭頂部の骨化は遅れる傾向にあるので、大脳及び小脳の形態は発生の後期のみ復元可能であった。これらのデータは、恐竜の系統上における形態進化パターンとの比較のための基礎データとなった。

(2) アメリカ合衆国(American Museum of Natural History, Carnegie Museum of Natural History, South Dakota School of Mines & Technology Museum of Geology) およびアルゼンチン(Museo Argentino de Ciencias Naturales, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Instituto Miguel Lillo) の博物館において、三畳紀から白亜紀までの化石主竜型類の脳函及び頸椎の標本を観察した。獣脚類及びその比較対象になる外群も含めて観察した分類群は以下の通り:

#### 獣脚類

ケラトサウルス類: *Eoabelisaurus*, *Carnotaurus*

基盤的テタヌラ類: cf. *Marshosaurus*, *Condorraptor*, *Piatnitzkysaurus*, *Tyrannotitan*, *Allosaurus*

ティラノサウルス類: *Tyrannosaurus*, *Alioramus*

オビラプトロサウルス類: *Anzu*

トロオドン類: *Saurornithoides*

ドロマエオサウルス類: *Bambiraptor*, *Velociraptor*

アビアラエ類: *Patagopteryx*

竜脚類: *Riojasaurus*, *Coloradisaurus*, *Mussaurus*, *Diplodocus*, *Amargasaurus*, *Brachyrachelopan*, *Camarasaurus*

鳥盤類: *Pisanosaurus*, *Manidens*, *Dryosaurus*

基盤的恐竜形類: *Marasuchus* (図1)

オルニソスクス類: *Riojasuchus*

基盤的ロリカタ類: *Fasolasuchus*

プロテロチャンプス類(基盤的主竜型類): *Chanaresuchus*, *Tropidosuchus*



図1. 基盤的恐竜形類 *Marasuchus* の標本 (Instituto Miguel Lillo, PVL 3870)

また、林原自然科学博物館(岡山)において、モンゴル・ゴビ砂漠の上部白亜系産獣脚類(オピラプトロサウルス類など)の標本を観察した。以上の標本についての形態データを基に、形質マトリクスの作成を開始した。このマトリクスについて将来的には、さらに多くの分類群を解析するべく拡大する予定である。

これに関連して、ゴビ砂漠産トロオドン類の新種 *Gobivenator mongoliensis* を記載、報告した(図2; 下記雑誌論文)。本種の完模式標本は脳函を含む頭骨や頸椎がよく保存されており、その比較や解剖学的部位(脳神経や内耳の開口部など)の同定等にこれまで本申請研究における観察で蓄積してきたデータを利用した。この完模式標本は、上部白亜系から産出しているトロオドン類の中で最も保存状態の良いものであり、本研究はこのクレードの獣脚類の形態学的特徴を明らかにするために大きく貢献した。

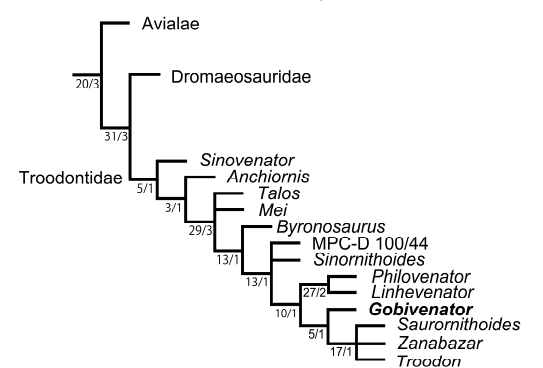
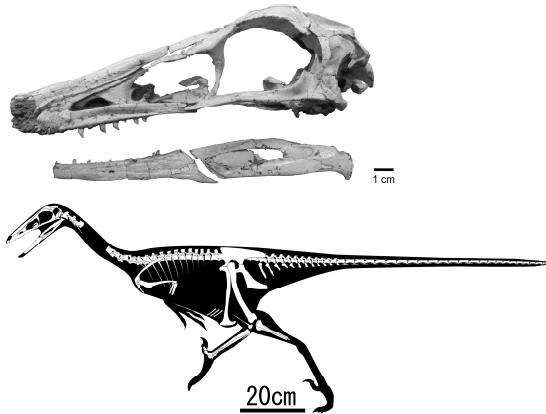


図2. *Gobivenator mongoliensis* の頭骨(上)と骨格復元図(中)、およびトロオドン類 Troodontidae 内における系統学的位置(下、それぞれのノードにおける数値はブートス

トラップ値 [% ] / プレマー指示値を表す; 下記雑誌論文 より)

さらにゴビ砂漠産のトロオドン類 *Zanabazar*, オピラプトロサウルス類 cf. *Citipati*, 角竜類 *Protoceratops* などの頭骨について、脳および内耳エンドキャストを作成するためにCTスキャン撮影を行った。

(3) 東京大学総合研究博物館所蔵のニシアフリカコビトワニ *Osteolaemus tetraspis* とブラジルカイマン *Paleosuchus trigonatus* の解剖を行い、頸部の筋肉形態および骨格における付着部位に関するデータを得た。

これに関連して、現生ワニ類、鳥類、鱗竜類の解剖学的観察データを基に、獣脚類恐竜の一種である *Majungasaurus crenatissimus* (ケラトサウルス類)の後頭部・頸部の筋肉付着部位の復元を行った(下記学会発表)。この恐竜の保存のよい標本において、筋肉付着部位を特徴づける骨学的形質を調べた結果、現生ワニ類と同様にこの恐竜においても、胸部中部から前部にかけて神経棘における半棘筋 *m. semispinalis* の腱の付着部位が移動することなど、一部の筋肉についてはその付着部位の詳細な復元ができることがわかった。また、頸椎において神経弓の側方部が拡大していることから、この恐竜では主に首を側方に曲げるように働く頸最長筋 *m. longissimus cervicis* が大きく発達していたことが推測された(図3)。

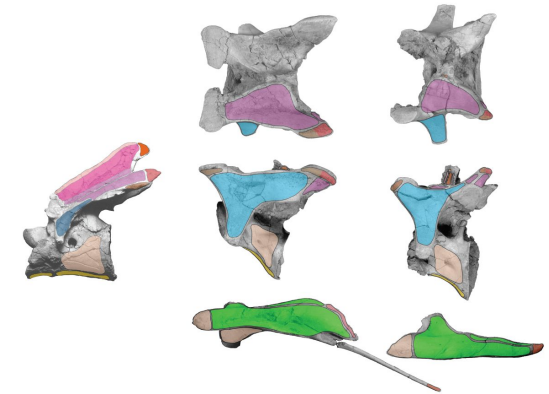


図3. *Majungasaurus crenatissimus* の頸椎における筋肉付着部の復元

一方で、胸部及び頸部と頭部をつなぐ筋肉の最後部の起始点や、頸部の筋肉の中でも横突棘筋群 *m. transversospinalis* group の1つ1つの構成要素の長さなどについては復元することができなかった。今後これらの解剖学的特徴を復元するにあたっては、現生分類群においてどのくらいの変異があるかについて詳細に調べる必要があると考えられる。また、今回は一種類の獣脚類恐竜にのみ焦点を当てたが、同様な復元をより多くの分類群に行うことにより、基盤的な獣脚類から鳥類へと至るまでの頸部筋肉系の進化パターンの解析が行えると考えている。

## 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 1件)

T. Tsuihiji, R. Barsbold, M. Watabe (以下共著者 4人) An exquisitely preserved troodontid theropod with new information on the palatal structure from the Upper Cretaceous of Mongolia, *Naturwissenschaften*, 査読有、Vol. 101、No. 2、2014、pp. 131-14、DOI 10.1007/s00114-014-1143-9

〔学会発表〕(計 1件)

T. Tsuihiji, P. M. O'Connor、Reconstruction of muscular and pneumatic systems in the neck and anterior trunk of Abelisauridae: insights from *Majungasaurus crenatissimus*, Society of Vertebrate Paleontology 72nd Annual Meeting、2012年10月20日、レーラー(アメリカ合衆国ノースカロライナ州)

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕

ホームページ等  
なし

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

對比地 孝巨 (TSUIHIJI, Takanobu)

東京大学・大学院理学系研究科・講師

研究者番号：70597343