

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 24 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2015

課題番号：26800267

研究課題名(和文) 恐竜の各分類群の摂食様式の違いと初期放散の時期の違いの関係の解明

研究課題名(英文) How diet affected timings of the early radiation of different dinosaur taxa?

研究代表者

久保 泰 (Kubo, Tai)

東京大学・総合研究博物館・助教

研究者番号：40719473

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,700,000円

研究成果の概要(和文)：恐竜の初期放散と食性の関連についての研究を行った。食性復元の新手法の開発を目指したが、現生哺乳類での新食性復元手法の有効性の検証にとどまり、恐竜への適用にはいたらなかった。一方、恐竜および哺乳類の足の形態および体サイズの分布と、初期放散時の体サイズの進化との関連から、非蹠行性(蹄行性および指行性)の足の形態が、恐竜形類でも哺乳類でも体サイズの規制要因となり、初期放散後の体サイズの大型化と小型の種の不在の原因である可能性が高いこと、恐竜形類が中生代唯一の非蹠行性であるために中～大型の体サイズを寡占できた可能性を初めて指摘した。

研究成果の概要(英文)：This project aims to investigate the early radiation of dinosaurs and effect of diet on it. We could not reconstruct diet of early dinosaurs as we have planned. On the other hand, from the body size distribution of nonplantigrade (digitigrade and unguligrade) dinosauriforms and mammals, we pointed out that foot posture may have constrained their body size, caused absence of small sized species and directional evolutionary trend toward larger body size during their early radiation. We have suggested because dinosauriforms were the only nonplantigrade during the Mesozoic they could occupy mid to large body size in terrestrial tetrapod fauna at that time, like modern nonplantigrades.

研究分野：古生物学

キーワード：恐竜形類 初期放散 体サイズ 指行性 マイクロウェア 食性 三畳紀

1. 研究開始当初の背景

恐竜は中生代の陸上の中型～大型の動物相を約1億3000万年に渡り優占した。三畳紀末には五大絶滅の一つが起きており、当時繁栄していた、大型の陸生四肢動物の恐竜類、偽鱉類(ワニの祖先の系統)、獣弓類(哺乳類の系統)のうち、恐竜類のみが運よく生き残り、その結果ジュラ紀以降の中型～大型の陸生四肢動物相を寡占するようになったというのが、1980年代から2000年代にかけて、多くの支持を集める仮説であった。しかし、近年になって恐竜の初期放散の詳細が明らかになるにつれて、三畳紀末の絶滅事変だけで全てを説明するのは難しいと考える研究者が増えてきている(Irmis 2010)。

私は、この恐竜の初期放散の原因に興味をもって研究を行ってきた。恐竜の放散の理由としては、恐竜以外の分類群が三畳紀末の絶滅の影響を大きく受けたこと以外に、他の分類群には見られない恐竜の歩きかたや、早い成長などの適応的な特徴があったためと考えられている。私は恐竜の歩きかたに着目し、同じ生態的地位(ニッチ)を占めていたと考えられる同時代の他の主竜類(ワニと鳥類の共通祖先およびその子孫のこと、恐竜も含まれる)と比較して、初期の恐竜が走行性に優れていたこと(Kubo and Kubo 2012)や、他の主竜形類に比べて平均的な歩行速度が速かったか、歩行時の腰の相対的な高さが高かったこと(Kubo and Kubo 2013)などを明らかにし、特有の歩行様式が恐竜の放散に寄与した可能性を示した。しかし、恐竜の歩き方は彼らの初期放散の成功には寄与しなかったというのが現在の多くの研究者の意見である(Benton et al. 2015)。

一方、近年になって恐竜の放散の時期が、恐竜の分類群によって異なることが明らかになってきた。恐竜は、大きく獣脚類、竜脚形類、鳥盤類の三つにわけられるが、三畳紀後期に獣脚類は汎世界的に分布を広げ、竜脚形類は、多くの地域で大型の植物食動物として最も普遍的にみられたが、北米には進出できず、鳥盤類は、アフリカと南米の限られた地域にしか分布していなかった。その後、三畳紀末の絶滅を経て、ジュラ紀になると、この三つの分類群は全て汎世界的に分布するようになる。

ジュラ紀になってから繁栄を始めた鳥盤目恐竜については、三畳紀末の絶滅事変が、大きく影響した可能性が高い。一方で絶滅事変の前から、大型化と多様化が進んでいた獣脚類と竜脚形類については、絶滅以前にも繁栄の原因がなければ説明がつかない。その原因としては、高い代謝機能や、大型化を可能にする生理等が考えられる。しかし、なぜ恐竜の中の分類群により上記のような放散の

時期や地域に違いがあるのかという問題については、これまで特に研究は行われてこなかった。

2. 研究の目的

私はこれまで着目されてこなかった恐竜形類の指行性(踵をつけない歩き方)が彼らのKey Innovationであったのではないかと考え、指行性が恐竜形類の体サイズに及ぼした影響と、その初期放散への寄与を調べることを目的とした研究を行った。中生代において指行性の歩き方をしていた四肢動物は恐竜形類だけであり、他の四肢動物は全て蹠行性であった。また、現在の哺乳類では指行性および蹠行性の種は大型であり、一方で蹠行性の種は小型であることが知られており、その境界はだいたい体重1kgであるとされている(Lovegroove and Hains 2004)。また、北米の化石哺乳類の記録からは、指行性と蹠行性のグループが出現すると、これらの系統は体サイズが大型化する一方で、蹠行性の系統は体サイズの進化に特定の方向性が見られなくなることが指摘されている(Lovegroove and Mowoe 2013)。これらの現生哺乳類の体サイズと足の形態の関係は主に生態学の分野で研究されていたため、あまり古生物学者の興味を引かず、恐竜形類の足の形態と体サイズの関係も、これまで注目を集めてこなかった。

一方、恐竜の各分類群の放散の時期のずれは、指行性のような恐竜に共通してみられる特徴では説明できない。初期の恐竜の顎や歯の機能については、1)肉食の獣脚類は、競合相手だったと考えられる大型の肉食のワニの系統の主竜類と、頭骨や歯の形態が似ており収斂進化をしたと考えられる(Chatterjee 1985)、2)同時代の植物食の獣弓類(哺乳類の系統の分類群)や恐竜以外の主竜形類に比べて、植物食恐竜の歯や顎の構造は単純で、硬い物を食べるには適していないこと、その一方で体サイズが大きく二足歩行であったことから、高い位置の植物も食べられ、巨大な腹部を利用した長時間の消化が可能だったことが指摘されている(Crompton and Attridge 1986)。上記の事から、私は、恐竜の各分類群の放散の時期の違いは、同じ生態的地位で競合する分類群との摂食効率の優劣が影響しているという作業仮説をたてた。獣脚類は競合する肉食のワニの系統の主竜類と顎や歯には適応度の差がなく、一方で歩きかたや成長速度などはより適応的であったため、三畳紀の間に汎世界的に分布を広げた。竜脚形類は、顎や歯の機能では同時代の他の植物食の分類群に劣るが、体サイズが大きく、他の分類群が利用できない高い場所の植物が食べられ、巨大な腹部を利用した消化のメリットもあって、三畳紀の間に生息域を広げることができた。北米に進出できなかった理

由としては地理的な障壁、または北米固有の体サイズの大きな他の植物食の分類群との競合が考えられる。小型で植物食の三畳紀の鳥盤類恐竜は、顎や歯の適応度が競合する分類群に劣り、体サイズも違いがなかったため、三畳紀末の大絶滅による生態的地位の空白がうまれるジュラ紀まで、大分散できなかった、という仮説である。

上記のようなことを踏まえて本研究では以下の2点について明らかにすることを旨とした。

恐竜形類における指行性が、彼らが中生代の陸生四肢動物相で中型～大型の体サイズを寡占できた一因なのか。また、指行性や蹄行性の足の形態が大型の体サイズで適応的であり、一方で蹠行性が小型の体サイズで適応的であるという傾向が、陸生四肢動物に共通した法則なのか。

恐竜の分類群によって放散の時期や地域が違う原因は、各分類群の食性の違いにあるのか。初期の恐竜は歯の形態のそれほど大きな違いがないので正確な食性を復元するには困難が伴う。そのため、食性復元の新手法を開発し、それを初期の恐竜に適用することで各分類群の食性の詳細を明らかにし、食性が初期放散に及ぼした影響を調べる。

3. 研究の方法

恐竜の初期放散と足の形態の関係

恐竜形類、絶滅哺乳類、現生哺乳類および現生陸生鳥類について、体重のデータを集め、指行性および蹄行性の種には、時代や分類群に関わらず体重に下限があるのかどうかを明らかにする。また北米で指行性と蹄行性の哺乳類が出現後は、これらの系統は大型化した一方で蹠行性の系統には大型化の傾向が見られないという研究を踏まえ、史上初の指行性動物である初期の恐竜形類の出現後も同様に指行性の恐竜の系統は大型化し、それ以外の同時代の蹠行性の分類群は大型化しなかったのかを、進化モデルの当てはめによって明らかにする。

そのため、非蹠行性の陸生哺乳類 330 種、蹠行性の陸生哺乳類 2402 種、非蹠行性の北米の化石哺乳類 326 種、現生地上性鳥類 17 種、恐竜（飛翔しない種）310 種の体重および推定体重のデータを収集した。さらに、三畳紀中期からジュラ紀中期にかけての恐竜形類および偽鱉類、獣弓類の大腿骨の長さのデータを収集した。

恐竜の各分類群の食性と初期放散の時期の違いの解明

本研究では、歯の概形が似た初期の恐竜類に適用するために食性復元の新手法の構築を目指した。歯の咬耗面に摂食時につく微小な

傷（マイクロウェア）は、これまでも絶滅生物の食性の復元に使われてきたが、二次元の電子顕微鏡画像を使用して傷の有無や数、大きさ等を判定するため、観察者による判定結果のばらつきによる客観性の欠如が指摘されてきた。本研究では、この手法により高い客観性を持たせるため、咬耗面の三次元的な表面形状を共焦点レーザー顕微鏡を用いて取得し、それを表面粗さの国際的な指標である ISO 25178 で表すことで、どの指標が食性との相関があるのかを明らかにし、その結果を絶滅主竜類に適用することを目指した。

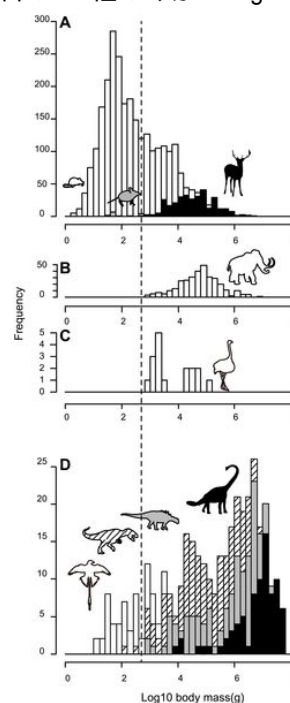
同時に最古の恐竜が見つかるアルゼンチンのイスキグアラスト層の四肢動物の歯の咬耗面の印象を共焦点レーザー顕微鏡で観察し、マイクロウェアの有無を調べた。

4. 研究成果

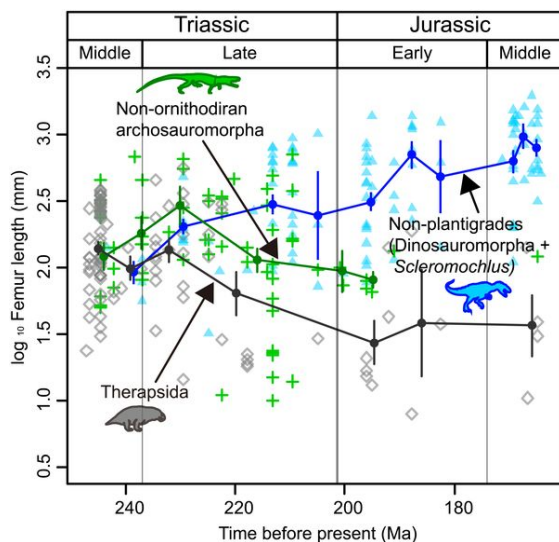
足の形態と体サイズの関係について

非蹠行性の陸生哺乳類、蹠行性の陸生哺乳類、非蹠行性の北米の化石哺乳類、現生地上性鳥類、飛翔しない恐竜の体重データを検討した結果、非蹠行性の動物には体重 500g 以下の種がほとんど存在しないことが明らかとなった（右下図参照）。具体的には 983 種の非蹠行性のうち、ハネジネズミ科の 13 種とアルバレッツサウルス科の 2 種のみが 500g 以下であった。陸生哺乳類と鳥類の最軽量の種は 2g、全体の中央値はそれぞれ 182g と 41g であることを考えると、非蹠行性の動物は大型の体サイズで適応的であり、蹠行性の動物は小型の体サイズで適応的であると言える。また、このような足の形態によって規定される陸生四肢動物の体重構成は恐竜が繁栄を始めた約 2 億年前のジュラ紀以降、白亜紀末の大絶滅で一時中断されるとはいえ、2 億年にわたって続いていることが明らかとなった。

また、恐竜形類が出現した三畳紀中期からジュラ紀後期まで、非蹠行性の恐竜形類は大型化する傾向がある一方で同時代の蹠行性の分類群である偽鱉類や獣弓類では体サイズの進化はランダムであり、特に方向性が無いことが進化モデルの当てはめにより明らかになった。これは異なる足の形態をもつ系統では体サイズの進化パターンが異なる可能性を示唆する結果である（次項の図参照）。



これらの研究成果は Kubo and Kubo (2016) として PLOS ONE 誌に掲載された (雑誌論文欄参照)。



恐竜の各分類群の食性と初期放散の時期の違いの解明

食性が明らかなニホンジカの複数集団およびシカに比べて摂食高度が低く雑食性のイノシシを用いて、食性と咬耗面の表面粗さとの関係を東京大学新領域創成科学研究科の久保麦野助教および山田英佑博士と共同で調べた。その結果、食性との関連性を示すいくつかの ISO 25178 表面性状のパラメータを見出し、学会発表を行なった (学会発表欄参照)。今後、研究成果を学術誌への投稿用原稿としてまとめる予定である。

また、イスギアラスト層の絶滅生物のマイクロウェアの観察では、主竜形類のリンコサウルス類については多数の標本を観察したが、マイクロウェアは見つからなかった。これはおそらくリンコサウルス類の歯では風化への耐性が強いエナメル質がほとんど発達しないためであると考えられる。一方で、獣弓類のエクサエレトドンの咬耗面からは方向の揃った線状のマイクロウェアが観察された。三畳紀の四肢動物のマイクロウェアを報告する論文は過去に3報しかなく、本研究で観察されたマイクロウェアは、これらのマイクロウェアの中でも特に明瞭で、エクサエレトドンの顎の動きを復元する上で有用であると考えられる。今後、傷の向きを定量的な評価と、顎の動きの復元を行い、その成果は学術誌への掲載を目指す。

残念ながら本助成の期間中には共焦点レーザー顕微鏡による三次元データを用いた新しい食性復元手法を絶滅生物に適用するには至らなかった。マイクロウェアを絶滅主竜類に適用するには、まだ課題も多いが、今後も化石生物への適用を視野に入れながら、現生動物での手法の有用性の検証を続けていきたい。

引用文献

- Benton, M.J., Forth, J. and Langer, M.C. 2015. *Current Biology* 24:R87-R95.
- Chatterjee, s. 1985. *Philosophical Trans. of the Royal Society of London. Series B* 309: 395-460.
- Crompton, A.W. and Attridge, J. 1986. In: K. Padian(ed.), *The Beginning of the Age of the Dinosaurs*, 223-236.
- Irmis, R.B. 2010. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101:397-426.
- Kubo, T. and Kubo, M.O. 2012.. *Paleobiology* 38:474-485.
- Kubo, T. and Kubo, M.O. 2013. *Palaios* 28:259-265.
- Lovegrove, B.G. and Haines, L. 2004. *Oecologia*. 138: 13-27.
- Lovegrove, B.G., and Mowoe, M.O. 2013. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1317-29.

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 2 件)

久保泰. 2014. Tree Reconciliation analysisによる福井県の恐竜を含む白亜紀前期の恐竜の生物地理的解析. 福井県立 恐竜博物館紀要.

Kubo, T. and Kubo, M.O. 2016. Nonplantigrade Foot Posture: A Constraint on Dinosaur Body Size. *PLOS ONE* 11, e0145716.

〔学会発表〕(計 5 件)

久保泰. 恐竜は小さくなれなかった? 指行性による体サイズへの制約. 日本進化学会第 17 回大会シンポジウム「恐竜類における形態と機能の進化」, 文京区, 2015 年 8 月.

Yamada, E., Kubo, M. O., Kubo, T. and Kohno, N. 2015. Tooth enamel surface texture analysis for the extant deer populations with known diet. 75th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Dallas, Texas.

Kubo, T., M. Shibata, W. Songtham, P.

Jintasakul and Y. Azuma. 2015. A new eucuchian from the Khok Kruat Formation, northeastern Thailand. The 2nd International Symposium on Asian Dinosaurs in Thailand 2015, Bangkok, Thailand. 2015.11.

久保泰・系統を考慮した化石トカゲの速度復元．日本古生物学会 2015 年年会，つくば市，2015 年 6 月

山田英佑・久保麦野・**久保泰**・甲能直樹．国際工業規格に基づく現生ニホンジカ臼歯のマイクロウェア解析．日本古生物学会 2015 年年会，つくば市，2015 年 6 月

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

取得状況(計 0 件)

6．研究組織

(1)研究代表者

久保 泰 (KUBO, Tai)

東京大学・総合研究博物館・特任助教

研究者番号：40719473