

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 8 月 25 日現在

機関番号：84402

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26800270

研究課題名(和文)海生爬虫類の水生適応：組織学的アプローチから復元する首長竜類の遊泳能力の進化

研究課題名(英文) Aquatic adaption of marine reptiles: bone inner structure suggests increasing swimming ability in plesiosaurs

研究代表者

林 昭次 (HAYASHI, SHOJI)

大阪市立自然史博物館・学芸課・学芸員

研究者番号：60708139

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：首長竜類は中生代の海生爬虫類の中で最も多様化した仲間である。これまでは、他の海生脊椎動物のように首長竜類の骨組織が海綿化することで、高速遊泳に適応していたと考えられていた。しかし、系統進化に伴って首長竜類の骨組織を観察した本研究で、その進化はより複雑なものであることが明らかになった。また、四肢骨内部に見られる成長停止線を観察すると、生後一年で成体の70%ほどの大きさになり、成体まで4～6年で急成長することが明らかになった。このような急激な成長は内温動物でしか観察されないため、首長竜類も内温動物であった可能性が高く、内温性への進化は外洋域への適応と関連していた可能性が本研究によって指摘できた。

研究成果の概要(英文)：Considering that Plesiosauria are the most diverse clade of Mesozoic marine reptiles, their bone histology and bone microanatomy has received little study. Like for other marine tetrapods inhabiting open waters, a cancellous structure has been reported for plesiosaurs. This microanatomy represents a decrease in skeletal mass as an adaptation to fast swimming. This study with extensive samples reveals a more complex pattern and evolutionary trends. Growth marks in limb bones are distinctive, the first appearing at >70% final cortical thickness, and growth mark counts indicate that asymptotic size was reached within 4-6 years. Such rapid growth is only observed in endothermic amniotes today. This suggests that plesiosaurian endothermy evolved in concert with the changes in their axial skeleton and limbs linked to the evolution of underwater flight and may have been an adaptation to cruising in the open marine habitat of plesiosaurs.

研究分野：古脊椎動物学

キーワード：化石 系統 進化 骨内部組織 海生爬虫類 水生適応

1. 研究開始当初の背景

首長竜類は長い首や四肢の全てに大きな鱗を発達させることで、進化史上例を見ない独特な形態を獲得し、水中への適応を遂げた巨大な海生爬虫類である。また首長竜類の化石が、南極を含めた世界中の大陸から発見され、長い生存期間(1億3千万年間;鯨類の2倍の生存期間)と高い多様性(70属;海生爬虫類の中で最も多い)を示すことから、その独特な形態の獲得は水中への適応に最も優れた進化の一つであったと考えられている。しかし、形態学的側面から現生動物との比較が難しいため、その生態の多様性や形態的な利点、さらには成長様式などの生理学的側面は明らかになっていなかった。

現生水生動物では遊泳様式や生理の違いによって、骨内部組織が変化することが知られている。そこで、本研究では現生動物の骨組織が生態とどのように関連しているかを明らかにし、さらに、様々な系統の首長竜類の骨組織を調べることで、首長竜類の生態の進化について考察した。

2. 研究の目的

本研究では、水生爬虫類の中で最も多様化し、長い期間生存した首長竜類が、大陸の分裂に伴って変化していく中生代の海洋環境に対して、どのように適応し、進化してきたかを追求した。これにより、外温動物であり、肺呼吸をしなければならないといった生理学的制約を多く持つ爬虫類がどのようにして海洋環境へ適応し、多様化できたのかを考察することを目的とした。

特に骨内部組織の特徴は動物の水生適応の度合いや運動様式・さらには成長様式などの生理と深く関連しているため(図1)、本研究では首長竜類の骨組織に着目し、現生動物の骨組織と比較することで、彼らの水生適応と生理の解明を試みた。

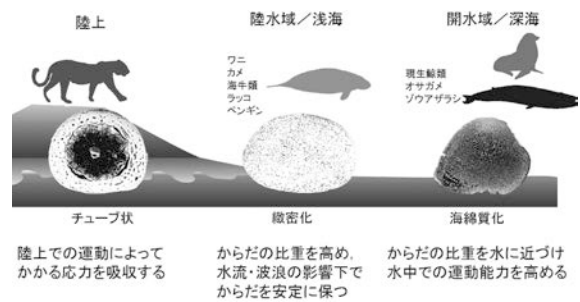


図1. 現生動物の骨組織の比較からみるそれぞれの水生適応：現生動物の骨組織は生活環境によって特徴的に異なる。断面は長管骨(四肢骨・肋骨)の中心部を横断した断面。

3. 研究の方法

化石研究に先立ち現生の様々な爬虫類・哺乳類の骨組織のデータベースを作成し、さらに骨組織と水生適応の関係を、統計学的手法を用いて定量的に評価することによって、首長竜類をはじめとする絶滅動物の水生適応を明らかにするための新たな手法を確立し、その後、得られた現生動物の骨組織と首長竜類の骨組織を比較することで、首長竜類の生態復元ならびに進化を考察した。



図2. 首長竜類の骨組織：骨内部には木の年輪のような成長停止線(矢印：以下LAGと略す)ができる。現生動物では1年に1本この線ができるため、LAGの本数・間隔を数えることで、首長竜の年齢や成長速度が推定できる。

骨組織データは高解像度 μ CT スキャナーと骨切片検鏡によって収集し、その後、デー

タの定量化を Bone Profiler (骨組織のデータを数値化するソフト) ならびに統計解析ソフト R を用いて行われた。

また、現生動物・首長竜類の成長様式の進化・多様性を解明するため、1年に1本できると考えている成長停止線 (以下 LAG と略す; 図 2)、骨組織中の血管・骨細胞密度を画像解析ソフト ImageJ を用いて解析した。

4. 研究成果

本研究によって以下のことが明らかになった: (1) 本研究で扱った未記載種の標本を記載した結果、世界最古の首長竜化石で、かつ新種であった (2) 骨内部組織の観察 (特に LAG の観察) によって、基盤的なものから派生的なものまで、ほとんどの首長竜類はわずか数年で成体になることが明らかになった (3) 骨内部組織の観察に基づく成長様式の解析データならびに先行研究のデータとの比較によって、首長竜類が最初に現れた三畳紀後期から絶滅する白亜紀後期まで、首長竜類は、母親が数少ない子供を大事に育てる K 戦略をとっていた可能性が高いことが示唆された (4) 首長竜類は水生適応の特徴が脊椎骨の内部組織に顕著に現れ、その骨組織は系統発生と共に緻密な組織から海綿質な組織へと変化し、その遊泳能力を高めたことが明らかとなった (図 3) (5) 派生的な首長竜類の中にはその生涯を淡水で過ごす可能性がある種がいたことが、その化石が陸生層で産出し、骨の内部組織が陸水型の骨組織をしていることから明らかになった。 (6) 現生動物は生態によって、骨内部組織が変化することが統計学的に示された。本研究で採取・解析した現生データを用い、絶滅動物の骨組織と比較することで、今後様々な研究者が、絶滅脊椎動物の生態を解明できることが期待できる。

以上の結果から、首長竜類は、現在生きている爬虫類とは異なり、現在の鯨類や鰐脚類などの大型海生哺乳類のような生態と高い

生理機能をもっていた可能性が高く、その生息域も淡水域から海洋域まで幅広かったことが本研究で指摘することができた。また、哺乳類を含めた他の水生動物と異なり、水生適応の特徴が骨内部組織に顕著に現れる部位は、四肢骨ではなく、脊椎骨であることがわかった。これは、首長竜類の独特な体型に関連しているものと考えられる。

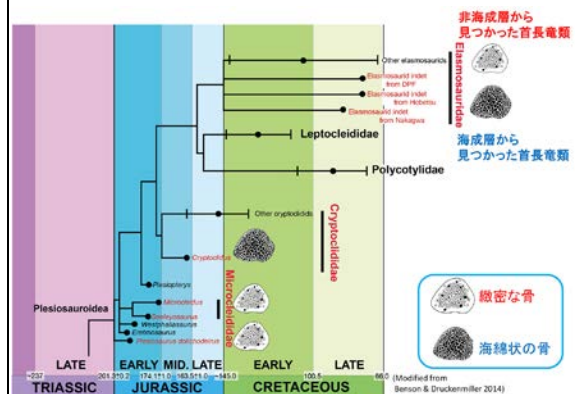


図 3. 首長竜類の系統内での骨組織の多様性 (脊椎骨): 首長竜類は系統進化に伴って、脊椎骨の骨組織が顕著に変化する。基盤的な種から派生的な種に変化するに従って、内部組織はより海綿質に変化するが、一部の淡水域から産出する首長竜類は二次的に海綿質な骨組織から緻密な骨組織に変化する。

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 3 件)

- Houssaye, A., K. Waskow, S. Hayashi, R. Cornette, A. Lee, and J. Hutchinson. 2015. Solid bones in large animals: a microanatomical investigation. *The Biological Journal of the Linnean Society* 117 (2): 350-371. (査読有) DOI: 10.1111/bij.12660. オープンアクセス: ×
- Kolb C., T. Scheyer, K. Veitschegger, A. Forasiepi, E. Amson E, AAE. Geer, L. Ostende, S. Hayashi, M. Sánchez-Villagra. 2015. Mammalian bone palaeohistology: a survey and new data with emphasis on island forms. *Peer J* 3:e1358. (査読有)

DOI: 10.7717/peerj.1358. オープンアクセス : ○

3. **林昭次** 2015. 骨組織から読み解く絶滅動物の生理と生態. 化石研究会会誌 47(1): 18-26. DOI:なし.
<http://www.geocities.jp/tepkun/kaishi/p3.html> オープンアクセス : ×

[学会発表] (計 9 件)

1. **林昭次**・中島保寿・佐藤たまき・疋田吉識・Martin Sander (2017.1) カナダ Dinosaur Park Formation の非海成層から産出する首長竜類の骨組織: その古生態に関する考察. 第 166 回例会日本古生物学会 (東京都、早稲田大学)
2. **林昭次**・小林快次・真鍋真・川端清司・塚腰実・金澤芳廣 (2017.1) 香川県さぬき市の上部白亜系和泉層群から産出した恐竜類の椎体. 第 166 回例会日本古生物学会 (東京都、早稲田大学)
3. **林昭次**・中村晃輔・野村秀彦 (2016.9) 薄片観察が解明する絶滅動物の生理と生態. 第 59 回薄片研磨片技術討論会要 (京都府、京都大学)
4. 中村晃輔・**林昭次** (2016.9) 骨化石の薄片作成について. 第 59 回薄片研磨片技術討論会要 (京都府、京都大学)

5. Sander, M., T. Wintrich, **S. Hayashi**, A. Houssaye, Y. Nakajima and T. Sato (2016.7) The evolution of a unique body plan: new evidence from a Triassic plesiosaur skeleton and long bone histology Abstract book of the 14th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (Haarlem, Netherlands)

6. **Hayashi, S.**, M. Kubo, M. Fujita, H. Taruno and I. Oshiro (2016. 6). Insular dwarfism and the distinct physiology in island deer: bone histology of Japanese extinct island cervids indicates interrupted growth. The 11th International Congress of Vertebrate Morphology (Washington, DC, USA)
7. Sander, M., **S. Hayashi**, A. Houssaye, Y. Nakajima, T. Sato and T. Wintrich (2015.10). The evolution of plesiosaur bone histology: evidence from long bones and vertebrae. 75st Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology (Dallas, USA)
8. Sander, M., **S. Hayashi**, A. Houssaye, Y. Nakajima, and T. Sato (2015.7). The evolution of plesiosaur bone histology: new evidence from new finds. The 3rd International Symposium on Paleohistology (Bonn, Germany)
9. 花井智也・林昭次・佐藤たまき (2015. 1). ポリコテイルス科首長竜類の肋骨の組織学的研究. 日本古生物学会 (愛知県、豊橋市自然史博物館)

[図書] (計 0 件)

[その他]

ホームページ等
林研究室ホームページ

<https://iwancrouka.wixsite.com/hayashi-lab>

6. 研究組織
- (1) 研究代表者
林 昭次 (HAYASHI SHOJI)
大阪市立自然史博物館・学芸課・学芸員
研究者番号 : 60708139
- (2) 研究分担者
なし
- (3) 連携研究者
なし

(4)研究協力者

① 佐藤 たまき (SATO TAMAKI)

東京学芸大学・教育学部・准教授

② 中島 保寿 (NAKAJIMA YASUHISA)

東京大学・大気海洋研究所・研究員

③ サンダー マーティン (SANDER MARTIN)

ボン大学・古生物学部・教授

④ フサイヤ アレクサンドラ (HOUSSAYE

ALEXANDRA) パリ大学・研究員

⑤ ウィンリッチ タンニャ (WINTRICH

TANJA) ボン大学・古生物学部・修士課程