

<論文内容の説明>

ポイント

- ・ヒプノヴェナトルが進化型のトロオドン科であるトロオドン亜科の新属新種であることを解明。
- ・ヒプノヴェナトルは第3末節骨に大きな力がかかり、前あしの機能が特殊化していたことを示唆。
- ・トロオドン亜科の走行性への適応は、約1億1000万年前に東アジアで始まり、次第に後あしの構造を適応させていったことを示唆。

1. 概要

兵庫県立人と自然の博物館の久保田克博研究員、北海道大学総合博物館の小林快次教授、兵庫県立大学の池田忠広教授の研究グループは、2010年と2011年に兵庫県丹波篠山市（当時は篠山市）の白亜紀前期（約1億1000万年前）の地層から発見された恐竜化石の研究を行いました。本研究により、この恐竜化石がトロオドン科の中でも進化的なトロオドン亜科であることが明らかになり、新属新種として「ヒプノヴェナトル・マツバラエトオエオルム」と命名されました。ヒプノヴェナトル（眠る狩人という意）は骨同士が関節して保存されており、その関節状態から眠った姿勢のまま化石化したことが判明し、このような生態は小型マニラプトル類の中では一般的に見られたことが分かりました。トロオドン科の前肢の末節骨の比較研究から、ヒプノヴェナトルは第1および第3末節骨の両方に同程度の力をかけることができたことが判明しました。他のトロオドン科と比較すると、ヒプノヴェナトルの第1末節骨の力はわずかに小さいが、第3末節骨の力は大きかったことになり、これはトロオドン亜科の初期進化と関係した可能性があります。ヒプノヴェナトルは、約1億1000万年前にアークトメタタール構造を獲得したことで、高い走行性と大型化のポテンシャルを備え、その後、趾骨も走行性に適した形状へと変化したことが判明しました。

2. 背景

トロオドン科の恐竜は、小型で軽量化した体を持つ獣脚類恐竜です。ジュラ紀中期に出現し、白亜紀には北半球で分布域を広げました。現在生息している鳥類は獣脚類恐竜の生き残りとして知られていますが、トロオドン科は現生鳥類を含むグループである鳥群と近縁な関係であるグループのひとつとして知られています。その高い類似性のため、例えば中国から発見されたアンキオルニスという羽毛が保存された獣脚類について、原始的なトロオドン科と考える研究者もいれば、鳥群に分類されると考える研究者もいます。また、トロオドン科は小さな個体サイズや華奢な骨格のため、保存良好な骨格化石の報告が少なく、世界的に見ても中国遼寧省から発見された数種を除くと極めて僅かです。日本からはトロオドン科の可能性のある化石が岐阜県高山市と兵庫県丹波市（卵殻化石）、福井県勝山市（足跡化石）から発見されていますが、確実にトロオドン科の恐竜と言える化石はこれまで未発見でした。

2010年9月、兵庫県丹波篠山市西古佐にある兵庫県立丹波並木道中央公園（図1）にて当時の管理者の依頼により、地元の地層探索グループである「篠山層群をしらべる会」が発掘体験会に使用可能な公園内の岩砕の調査を行っていました。当時、この公園内には造園工事の際に集められた白亜紀前期の河川性堆積物である篠山層群大山下層に由来する岩砕があり、その調査の過程で同会の松原薫氏と大江孝治氏が骨と思われる化石を含む岩塊を発見しました（図2A）。剖出作業を経て、その化石は獣脚類の中でも鳥類に近縁なデイノニコサウルス類（トロオドン科とドロマエオサウルス科からなるグループ）の骨同士が関節した四肢骨として、2011年7月15日に記者発表されました。のちの2011年7月20日から31日に実施された兵庫県立人と自然の博物館による発掘調査ではデイノニコサウルス類の後あしの一部が発見されました（図2B）。2012年6月に行われた日本古生物学会では、兵庫県立大学および人と自然の博物館の研究員の共同研究により、発見された2点のデイノニコサウルス類の骨格化石が同一個体の可能性があること、少なくとも中足骨（足の甲の骨）を含

む骨格はその形態からトロオドン科に属することが指摘されました。しかし、当時は世界的にトロオドン科の骨学的な情報が限られていたことから、これ以上の研究の進展は困難な状況でした。



図1 本資料が発見された兵庫県丹波篠山市西古佐にある県立丹波並木道中央公園（赤の星）

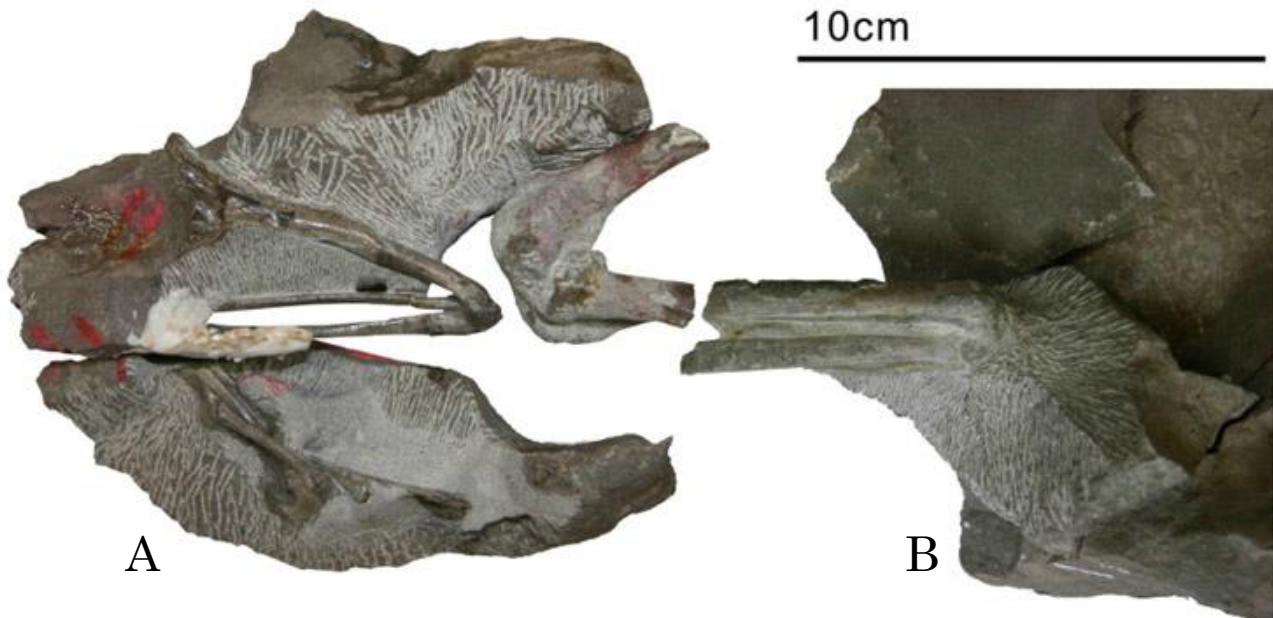


図2 発見されたヒプノヴェナトルの化石。2010年（A）と2011年（B）に発見された岩塊に含まれていた骨化石

3. 研究成果

・新属新種であることが判明

県立丹波並木道中央公園で発見されたトロオドン科の恐竜化石は、他のあらゆるトロオドン科には見られない4つの固有の特徴を持つことが判明しました（前肢の指骨 I-1 の基部上面に1対の窪みがある [図 3B]、前肢の指骨 III-1 と固く関節するための長い上方と下方の基部リップを持つ指骨 III-2 がある [図 3C]、大腿骨の基部前面に遠位-近位方向に伸びる稜がある [図 3D]、広く膨らんだ遠位腹側の縁を持つ後あしの指骨 III-3 の歪んだ遠位顆頭 [図 3E]）。加えて、固有の特徴の組み合わせ（尺骨の遠位端の中部が最も厚くなる、脛骨稜（cnemial crest）と脛骨幹（tibial shaft）のそれぞれの前縁の角度が11度以下）を持つことも分かりました。これらの固有の特徴と特徴の組み合わせから、新属新種の恐竜類であることが判明しました。

・学名の意味

学名「ヒプノヴェナトル・マツバラエトオオエオルム（*Hypnovenator matsubarae*）」の属名の "hypno-" はギリシャ語で「眠る」を意味し、"venator" はラテン語で「狩人」を意味します。これは後述する

ように、この恐竜が眠っていたときの姿勢のまま化石になったことが判明したことから、トロオドン科の恐竜に多く用いられる「ヴェナトル」に由来しています。そして、種小名の“*matsubara*”と“*ohe*”は、この恐竜化石の第一発見者である「松原薫氏」と「大江孝治氏」、”*et*”は接続詞の「と」、”*-orum*”は種小名に複数の男性が含まれる場合に用いる語尾です。これらのことから、「松原と大江の眠る狩人」という意味を持つ「ヒプノヴェナトル・マツバラエトオオエオルム」と命名しました。

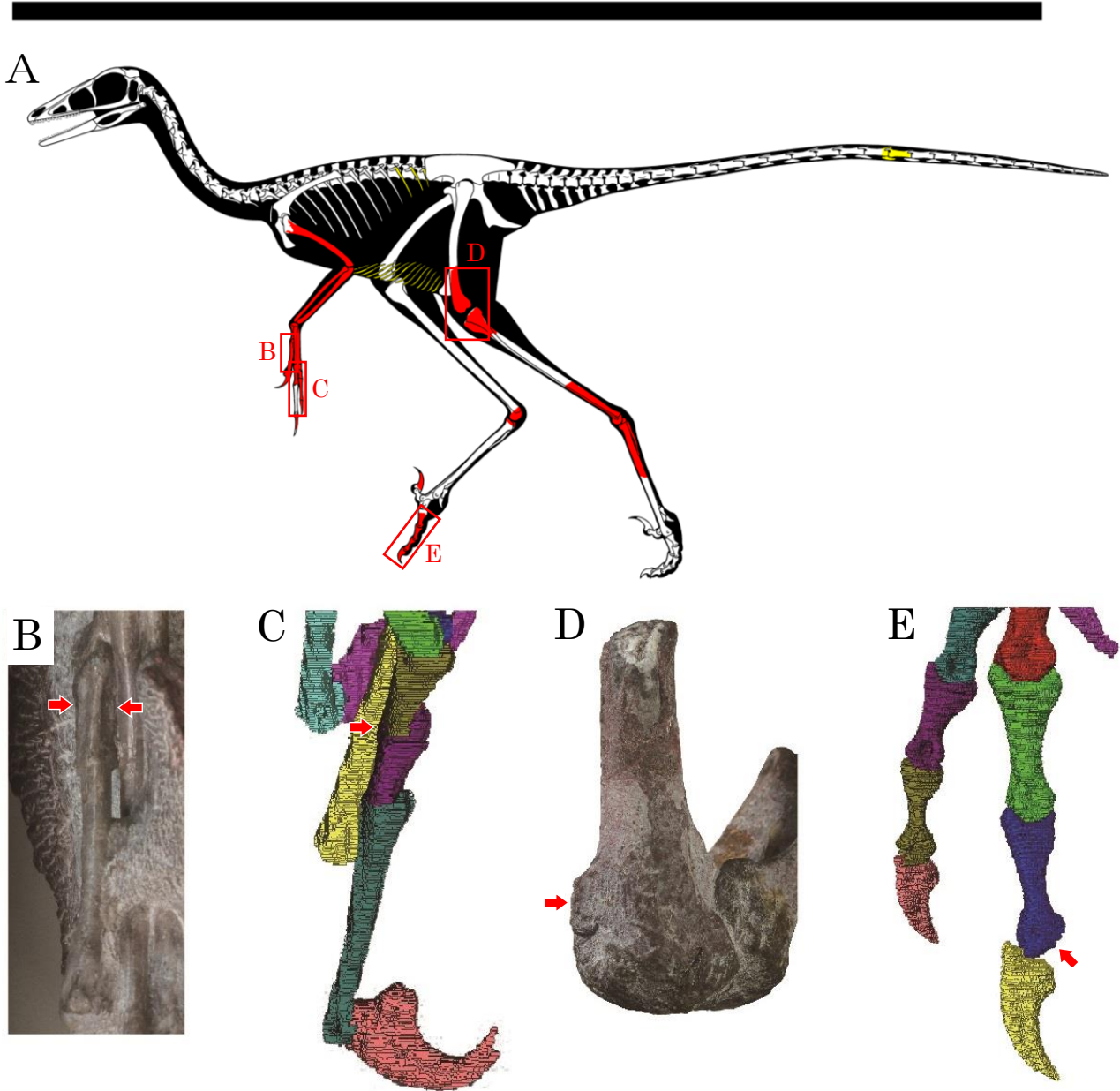


図3 ヒプノヴェナトルの全身復元骨格 ©増川玄哉 (A；赤色の部分：確実な位置が分かる骨、黄色の部分：想定される骨の位置 [腹部と尾部]；スケールは1メートル) と固有の特徴 (B-E)。前あしの指骨 I-1 の基部上面に1対の窪みがある (B)、前あしの指骨 III-1 と固く関節するための長い上方と下方の基部リップをもつ指骨 III-2 がある (C)、大腿骨の基部前面に遠位-近位方向に伸びる稜がある (D)、広く膨らんだ遠位腹側の縁をもつ後ろ足の指骨 III-3 の歪んだ遠位顆頭 (E)

・進化型のトロオドン科であるトロオドン亜科の中で、最も原始的なもののひとつであることが解明

ヒプノヴェナトルと他の獣脚類恐竜との関係性を解明するため、503種の他の獣脚類恐竜が持つ700個の特徴について比較を行う系統解析を実施しました。その結果、ヒプノヴェナトルは進化的なトロオドン科であるトロオドン亜科であることが判明しました (図4)。また、ヒプノヴェナトルは、モンゴル産のゴビヴェナトル

と単系統を形成し、トロオドン亜科の中で原始的なものの一つであることが分かりました。

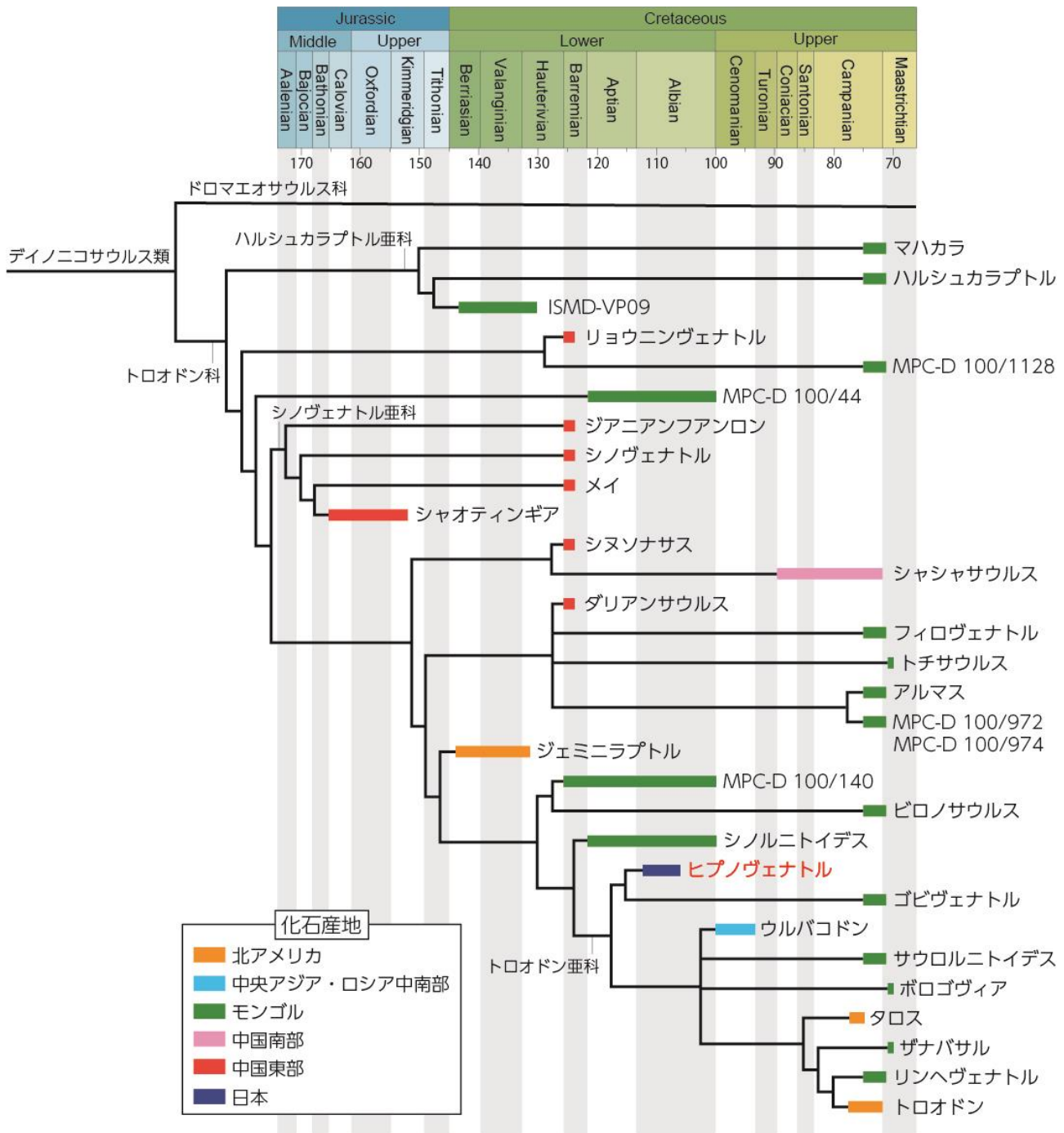


図4 トロオドン科の系統図と、ヒプノヴェナトルの系統学的位置。アルファベットと数字で書かれた恐竜はまだ学名が付与されていないことを示します。

・眠るような姿勢のまま化石化したことを解明

ヒプノヴェナトルの骨格が関節した状態を詳しく調べると、腹肋骨の外側に位置した緩く折り畳まれた前肢、固く折り畳まれた踵、後あしの趾骨が曲がらずに腹肋骨の下に位置することが判明しました(図5)。この相対的な骨の配置は、既に中国から報告されている巣穴に逃げ込んだり、火山や風成イベントに対する防御姿勢を取ったりしていたとされる原始的なトロオドン科の恐竜であるメイやシノルニトイデスのほか、同様の姿勢を取るアルバレッツサウルス科のヤキュリニクスやシュヴウイアと類似します。このような姿勢は、様々な進化段階のトロオドン科だけでなく、アルバレッツサウルス科を含む、少なくとも小型のマニラプトル類では広く一般的に見られたことが判明しました。



図5 ヒプノヴェナトルの眠る姿 ©服部雅人

・前あしの末節骨（ツメ）の形態と機能がトロオドン亜科で変化した可能性

トロオドン科の前あしの末節骨の側面形態の幾何学的形態計測分析を行いました。第1主成分は主に末節骨のカーブの度合いに関連し、ヒプノヴェナトルの第1と第3末節骨は、他のトロオドン科のそれらよりも大きく差異があることが判明しました。また、第2主成分は主に末節骨の長さや高さ、屈筋結節（flexor tubercle）に関連しますが、ヒプノヴェナトルの第1と第3末節骨には大きな差異は認められませんでした。次に、筋肉により末節骨の加えられた力が末節骨の先端に伝達する割合（A）を分析すると、ヒプノヴェナトルの第3末節骨は、他のトロオドン科の全ての末節骨よりもその割合が大きいことが分かりました。一方で、屈筋結節の大きさが筋肉量に関係していると仮定した場合、ヒプノヴェナトルの第1と第3末節骨の想定される筋肉量（B）は、他のトロオドン科のそれらとほぼ同じですが、AとBの積がそれぞれの末節骨の先端が及ぼす力と仮定した場合、ヒプノヴェナトルは、第1と第3末節骨ともに同じくらいの力がかかることが判明しました。このことは、他のトロオドン科と比較した場合、ヒプノヴェナトルの第1末節骨の力は僅かに小さいが、第3末節骨の力は大きかったこととなります。この第3末節骨にかけられた大きな力は、第3指の関節が曲がりにくかったこととも関係し、トロオドン亜科の初期進化と関係した可能性があります。

・後ろあしの形態変化による高い走行性の獲得がトロオドン亜科で始まったことが判明

原始型のトロオドン科は、サブアークトメタターサル構造*や掌握に特化した深い滑車状の関節を持つ第3趾と第4趾の趾骨、第3趾と第4趾の長さがほぼ同じなどの特徴を有する一方で、進化型のトロオドン亜科は、体重を支えるバネの機能を持つアークトメタターサル構造**のほか、ローラージョイントを持つ第3趾の趾骨や浅い滑車状の関節を持つ第4趾の趾骨、第4趾が第3趾よりも短いなど、高い走行性に関係した特徴を備えています。しかしながら、その進化史は保存良好な化石が未発見であることから、解明されていませんでした。ヒプノヴェナトルはトロオドン科の中で、最古のアークトメタターサル構造を持つ恐竜であると判明したことで、先行研究と比べて、その獲得時期が約3500万年も遡ることが判明しました。また、この構造の獲得はトロオドン亜科の大型化をもたらした可能性があります。一方で、ヒプノヴェナトルは、深い滑車状の関節を持つ第3趾と第4趾の趾骨を有しており、後ろあしに高い掌握能力を残していたことが分かりました。これらの発見により、約1億1000万年前の白亜紀前期にヒプノヴェナトルがアークトメタターサル構造を獲得したことで、高い走行性と大型化のポテンシャルを備え、のちに第3趾と第4趾の趾骨関節面も走行性に適した形状へと変化していったことが判明しました。

* 3本の中足骨（足の甲の骨）が互いに固く接しているが、アークトメタターサル構造とは異なり、第3中足骨の近位端が前後面ともに同等に見え、かつ中足骨全体を通して見える状態のこと。

** 中足骨（足の甲の骨）のうち、第3中足骨の近位部が狭くなり、第2と第4の中足骨の近位端が前面で接したことで、第3中足骨が前面から見えない状態のこと。体重や衝撃を支えるバネのような役割があると考えられています。

4. 今後への期待

ヒプノヴェナトルの研究は、東アジア縁辺部において進化型のトロオドン科であるトロオドン亜科が特殊な前あしの機能と高い走行性を獲得しはじめたことを明らかにしました。この発見は白亜紀後期に著しく多様化した恐竜の起源が白亜紀中頃にあり、日本産の恐竜化石の重要性が再認識されました。今後も更なる発掘調査および研究により、日本独自の視点から恐竜類の進化を解き明かしていけると期待しています。また、今回のヒプノヴェナトルの研究は、日々調査を続けていたアマチュア化石愛好会の皆様の協力があって初めて実現したことです。今後も地域の化石愛好家の方々とより深い協力体制を築くことで、さらに研究が大きく進むと期待できます。



図6 ヒプノヴェナトル©服部雅人

<補足>

- ・トロオドン科とは、獣脚類恐竜の中で最も鳥類に近いグループのひとつである。世界的にも保存良好な化石が少なく、中国とモンゴル産のものを除くと骨同士がつながった状態で発見された例は少ない。一方で、このグループは恐竜類の中で最も注目度が高く、世界の研究者が熱い議論を続けている。
- ・トロオドン亜科は、進化的なトロオドン科のグループで、白亜紀末のものは高い走行性を獲得したとして知られているが、化石記録が少ないことから、その初期進化は未解明であった。本研究でその一端が解明された。
- ・篠山層群が堆積した時代（白亜紀前期アルビアン期；約1億1000万年前）の学名が付いたトロオドン科の恐竜としては中国産のシノルニトイデスに次ぐ世界で2例目。
- ・日本からはトロオドン科の化石である可能性があるものがいくつか発見されているが、確実なものはヒプノヴェナトルが初めてとなる。
- ・日本本土から報告された鳥類を除く恐竜化石のうち、現在有効な学名を有する恐竜としては12例目であり、篠山層群から発見され学名が付けられた卵殻化石を除く恐竜化石としては2014年に報告されたタンバティタニス（和名：丹波竜）に次ぐ2例目である。