

要約

学位論文題目：

Fundamental study on the beak morphology and structure of extant archosauromorphs for reconstructing beaks of extinct taxa

環境学研究科 地球環境科学専攻

浦野 雪峰

主に咬合に利用される脊椎動物の摂食器には、歯や口唇、クチバシなど、様々な器官がある。中でも、吻部の骨格を角質が覆うことで構成されるクチバシは、主竜形類の一部であるトリやカメ以外にも、絶滅した多くの脊椎動物の系統で独立に獲得されてきた可能性が高い。クチバシは、形態だけでなく形に応じた機能も多様化しており（摂食や求愛行動、体温調節など）、特に摂食行動を主とした動物の行動生態と密接に関係しているとされる。そのため、クチバシの形態や機能の進化の過程を明らかにすることは、脊椎動物の摂食行動進化の解明のために不可欠である。その際、現生動物のみならず絶滅動物のクチバシにも焦点を当てる必要があり、絶滅動物のクチバシの形態を正しく復元した上で、その機能を推定し、古生態の理解を深めていくことが求められる。

ただし、角質部は化石には残りにくく、僅かな例外を除けば化石として見つかるのは骨部のみである。そのため、角質部の形態を確からしく復元するためには、クチバシの骨部が持つ情報を頼りにするほかない。しかし、現生種（トリ・カメ）でもクチバシ角質部の形態は骨部の形態と必ずしも一致しておらず、明確な根拠に基づいて骨部から角質部の形態を復元する方法は未だに確立されていない。それどころか、現生種のクチバシですら、クチバシ形態に大きく影響すると考えられる詳細な構造や成長様式等の基礎情報は未だに明らかにされていない。

そこで本研究では、絶滅動物のクチバシ形態をより正確に復元する手法を確立することを目指し、そのための基礎的な工程として、クチバシをもつ現生種を用い、クチバシの骨部と角質部の形態の違いがどこに表れるか、その形態の違いがどのような要因によって生じるか、の二点について検証することを本論文の目的として定めた。そして、そのテーマに沿って三つの研究を行った。

一つ目は、クチバシの骨部と角質部の形態を比較し、角質部が骨部の形態をどの程度反映するかを探る研究である。この研究では、31科50種66標本のトリとカメの頭骨を用い、CT撮像で立体形状を取得した。これらの標本のクチバシの角質部と骨部の背側の輪郭について、両者の長さや曲率半径の関係を定量的に評価した。まず、角質部にも骨部にも存在する、ある点よりも遠位では背側の輪郭の曲率が一定になるという特徴に目をつけ、その

境界となる点を遷移点と定義した。この遷移点よりも遠位の領域について、骨部と角質部の背側の輪郭の形態比較を行ったところ、トリとカメの多くの種で、特にクチバシ先端部における骨部と角質部の形態差が大きいことと、クチバシ先端部の骨の曲率半径と角質部の伸長率には関係が見られないことが示された。また、トリのクチバシの遠位領域においては、骨部が大きく曲がっているクチバシほど、角質部の曲率半径が骨部の曲率半径に近い値を示すことが明らかになった。ただし、カメについては骨部と角質部の間に形態的な関係は見られなかった。以上より、少なくともトリについては、クチバシ骨部の形態が角質部の形態をある程度反映する可能性が高いことが示唆された。本研究の成果は、Urano et al. (2018) [*Journal of Morphology*, **279**, 636–647]に掲載済みである。

この研究結果を受け、特にトリのクチバシに着目し、先端領域における骨部と角質部の形態差が何によって生じているかを探るために、クチバシの断面観察を行い、角質部の層構造や成長方向に関するより詳細な観察を行うことを考えた。クチバシのように硬組織と軟組織の両方から構成される生体組織の断面を非変形で観察する手法として、粘性の低い樹脂を試料に浸透させ、包埋した上で、岩石薄片と同じ手順で薄片を作製する方法が存在する。しかし、従来の手法で使われる樹脂は高額であり、安定した入手が見込みにくく、有色であるため、試料本来の色が確認できない等の欠点があり、多くの薄片観察を行う必要がある本研究には適さなかった。そのため、硬組織と軟組織を同時観察する薄片を作るための安価な手法を開発する必要があった。本研究では、Devcon ET という無色透明で比較的安価な樹脂を用い、以下のように二段階に分けて、軟組織と硬組織の双方を含む動物試料を樹脂包埋する手法を開発・提唱した。第一段階の処理では、試料に樹脂を浸透させるにはやや粘性が高い Devcon ET に、99.8%アセトン溶液を質量比で5%混入することで、重合不良を引き起こし、樹脂の粘性を低下させ、硬化時間を延ばした。そしてこの樹脂を含浸に用いることで、試料に樹脂を十分に浸透させることに成功した。その後、第二段階の処理において、試料を純粋な Devcon ET に包埋し直して硬化させることで、薄片製作をしやすい硬度の樹脂ブロックを作製した。これにより、次の研究で用いるトリの頭部の薄片を安定的に作製できるようになった。本研究の成果は、浦野ほか (2018) [*化石*, **103**, 51–60]に掲載済みである。

最後に、クチバシの骨部と角質部に形態差が生じる理由や、クチバシの成長様式を考察するために、薄片観察、走査型電子顕微鏡 (SEM) 観察、X 線小角散乱法による解析を組み合わせ、クチバシの角質部の微細構造を調べた。本研究には、成長段階の異なるニワトリの上顎を用いた。まず、クチバシの正中断面と横断面の薄片を偏光顕微鏡下で観察したところ、クチバシの角質部は消光位が異なる三層 (外層・中間層・内層) で構成されていることが明らかになった。外層はクチバシの角質部全体を覆う層だが、中間層と内層はクチバシ先端領域にのみ生じる局所的な層である。次に、クチバシの角質部の破断面を SEM で観察した結果、外層は微細な層が積み重なって構成されており、その微細層の向きが消光位と対応することが明らかになった。一方で、SEM 観察では中間層と内層を構成する微

細層は確認できなかった。次に、クチバシの角質部を X 線小角散乱法で解析し、得られた散乱 X 線から、微細構造が周期的に並ぶ方向を推定した。まず、外層のみで構成されている領域では、同じ構造が背腹方向に繰り返し配列することが示された。一方で、外層・中間層・内層を全て含むクチバシ先端領域では、外層のみから成る領域とは大きく異なる結果が出た。このことから、外層と、中間層及び内層とでは、微細構造の配向が異なっていることが推定された。更に、クチバシ先端部の角質に対して、X 線照射角度ごとの X 線散乱強度の違いを計測したところ、背腹方向と近位遠位方向の二方向に微細構造の繰り返し周期があることが示された。前者は、外層と内層の消光位と、後者は中間層の消光位と対応づけられるため、クチバシ角質部を構成する外層・中間層・内層の成長方向は、以下のように解釈できた。すなわち、外層と内層は腹側から背側に向かって微細層が積み重なっており、中間層は近位から遠位に向かって微細層が積み重なっている、というものである。中間層と内層は先端領域に生じることから、クチバシ先端部で特に骨部と角質部の形態が異なっていたのは、先端部で遠位方向に厚みを増す中間層の成長が影響していると考えられる。また、この層はクチバシの成長を遠位方向へ卓越させる効果があると考えられるため、先端部に存在することで、使用頻度が高い先端部を優先的に成長させる効果を発揮しているとも解釈できる。

本研究でクチバシの角質部の層構造が明らかになり、角質部の成長方向を簡易的な手法で予測できる可能性が示され、更に、角質層が三層になる部位と骨部-角質部の形態差が大きくなる部位の整合性がとれた。今後の研究で、発生学的な実験により実際の角質部の成長方向が明らかになれば、本研究で得られた角質部の成長方向に関する予測を確かめることができるようになると期待される。また、骨部の表面情報や形態情報から角質部の層分布を推定できるようになれば、絶滅動物のクチバシの角質の層構造を特定できるようになり、更に、クチバシのどの部分をどのような頻度で摩耗させて使用していたかを復元する研究に繋げていくことが可能になると期待される。