

論文審査の結果の要旨

氏名 平沢 達矢

本論文は、現生鳥類に見られる効率の良い呼吸系が、その祖先である恐竜類の一群である獣脚類からどのような進化過程をたどって獲得されたのかを明らかにした独創的な論文である。本研究では、呼吸と関連する形態形質である胸郭の骨構造を多数の化石標本の観察を通じて把握し、系統関係、現生標本の解剖学的データと理論的考察を合わせることで、鳥類型呼吸系の進化がその祖先の獣脚類から段階的に起こったことを初めて明らかにした。

鳥類は気嚢と呼ばれる特殊化した呼吸器を有するが、これによって極めて高い能力の呼吸を行うことができる。気嚢は椎骨に空間を開けて入り込むことが観察され、獣脚類の椎骨の化石にそのような空間が存在することから、気嚢の存在を確認することができる。従って獣脚類が鳥類型の呼吸を行うための機能を持っていたことが先行研究から示唆されていた。しかし気嚢の存在からだけでは鳥類型の呼吸の存在は明らかにはできない。多くの脊椎動物において、肋骨と椎骨が作る胸郭の変形運動が呼吸に重要な役割を果たしている。胸郭の形態を研究することで、換気メカニズムの進化を推定することが可能となると考えられる。しかし従来、胸郭の形態に関する研究例は多くなかった。また現生鳥類は特有の換気メカニズムを採用しており、吸気の際、空気がまず肺の後方の気嚢に流れ込む。そして呼気の際に前方の肺を空気が通過する。このような鳥類型の換気がその祖先において可能であったかどうかは、化石獣脚類の胸郭の形態観察が不可欠である。

本論文は4章からなる。第1章では、四肢動物の呼吸器官の進化と大気環境の地史的変遷との関連、そして羊膜類の呼吸器官、鳥類の特殊な呼吸器官、そして鳥類の祖先である獣脚類恐竜の呼吸器に関する研究のレビューを行っている。本章で、獣脚類の系統の中で鳥類型呼吸に関係する形質、特に呼吸系と関連する胸郭構造の進化がどのように起きたのかを把握することの重要性が示されている。

第2章では、博物館などで直接観察した41種類のデータに文献からの70種のデータを加え、中生代の獣脚類計111種の胸郭の解剖学的データを示している。従来の分岐分析による複数の系統樹を組み合わせ、そこに最節約原理に基づき形質の分布を加え、形質進化を復元した。さらにその系統関係に時間軸を入れ、形質進化が起きた年代とそのパターンを把握した。その結果、鳥類に至る系統では胸骨（前期ジュラ紀以降）、胸部肋骨（前-後期ジュラ紀）の順に骨化が進行するパターンが見いだされ、段階的な形態進化が見いだされた。一方鉤状突起は白亜紀前期に、多系統的に骨化が生じたことが明らかになった。さらに胸郭の最下部に存在する腹直筋は、現生鳥類では痕跡的となっているが、中生代では一部の鳥類が腹直筋の表面に付着するガストラリアを保持していることから、これらの動物では現生鳥類と異なる体幹筋系を持っていたことが示唆された。獣脚類の中で気嚢が拡大し、脊椎後部の仙椎にまで入り込んだ形態を持つものは、後期ジュラ紀以降に並行進化的に出現し、後期白亜紀に卓越したタイプとなったことも明らかになった。

第3章では、胸郭の肋骨と椎骨の運動に関する復元と数理的解析によって獣脚類の呼吸効率復元に関する考察を行っている。肋骨と椎骨の関節における回転軸の方向データと肋骨の形態を用い、胸部肋骨を持たない獣脚類の胸郭変形運動を三次元座標上で表せる計測、計算方法を開発し、実際に計算を行うことにより、定量的な喚起ポンプの胸郭運動の評価を行うことが可能となった。この結果、*Tyrannosaurus*, *Allosaurus*, *Majungasaurus* の胸郭変形運動では、後方部分は前方部分に対して大きな容積変化を生み出していなかったことが復元された。従って、これらの獣脚類は、胸郭変形運動のみでは現生鳥類に見られる換気メカニズムを行うことはできなかつたと推定される。第4章では、これらの議論を踏まえ、気囊の獲得とともに現生鳥類と同等の換気メカニズムが成立したわけではなく、約1.6億年前に肋骨—胸部肋骨関節の出現した以降に成立したと解釈するのが妥当と結論づけている。中期ジュラ紀—白亜紀の地球大気は、酸素分圧が低く二酸化炭素分圧が高い、すなわち呼吸におけるガス交換に不利な環境であったことが推測されている。骨化した胸部肋骨や鉤状突起を備えた獣脚類はこの時期に出現したが、これらの獲得により換気効率を向上させたグループの出現が急速な適応放散をもたらした可能性を指摘した。

本論文では多数の詳細な標本観察と文献のデータ、骨格形質の定量的検討と計算を用いて、鳥類に至る獣脚類の呼吸に関する形質の進化を明らかにし、呼吸効率の進化を議論することができた。これらの点から、審査委員会では全員が論文の独創性・萌芽性と今後の進化古生物学の新しい発展に寄与した点を高く評価し、本論文を博士（理学）の学位に受けるに値すると判断した。