

## 論文審査の結果の要旨

氏名 服部 創紀

本論文は、獣脚類恐竜を中心とした主竜類爬虫類の足部形態の進化を、化石記録に見られる骨格形態の変化と、現生分類群において観察される筋肉形態の情報をもとに解析したものである。祖先的な主竜類から鳥類への系統上で起きた、這い歩きから直立姿勢による二足歩行への機能的進化に伴う足部形態の進化様式を初めて明らかにし、中生代に大きく多様化した本クレードの解剖学的理解に大きく貢献した研究である。

全5章からなる本論文の第1章では、本研究の対象となる主竜類の分類体系や、その筋肉系の復元および進化様式に用いられる手法や過去の研究例がまとめられ、その上で本研究の目的である足部筋骨格系の進化を解明する上でのこれまでの問題点とその解決法について述べられている。

第2章では、鳥類を含む現生爬虫類における足部筋肉系の形態及び分類群間での相同性が議論されている。実際に行った鳥類、ワニ類、カメ類、トカゲ類の標本の詳細な解剖結果と、文献調査により得られたデータを基に、これまで特に鳥類と非鳥類爬虫類の間で詳細が不明であった足部筋肉系の相同性を明らかにした。この中には *m. extensor digitorum longus* や *m. tibialis cranialis* についてなど、先行研究において仮定されていた相同性を完全に覆すものもあり、化石主竜類における形質状態の推定・復元を行う上で必須の情報をもたらした。また各筋肉について、骨格における付着部の位置およびその特徴（突起、隆起、粗面など）の詳細について、同定・記載した。

第3章では、獣脚類恐竜を中心とする化石主竜類の足部骨格の記載を行っている。ここでは、主に北米、南米、ヨーロッパの博物館の収蔵標本を直接観察した結果に基づき、29種について特に第2章で明らかにした各筋肉付着部の形態を中心に報告した。これまで化石主竜類の足部骨格をこのような観点から記載した研究はほとんど例がなく、本研究により新たに多くの形態学的情報がもたらされた。このような情報は、今後の主竜類の系統関係の見直しに必要な新たな形質の構築に貢献するものである。

第4章では、第2、3章において認識された形態形質について、最尤法を用いて主竜類の系統の各分岐点における祖先形質復元が行われている。ここでは化

石種 29 種および現生種に対して足部の 75 形質についてコーディングしたデータマトリクスを作成し、それから各形質について進化シークエンスが復元された。これにより得られた筋肉付着部位の進化シークエンスを元に、化石には保存されない筋肉形態そのものの進化を推定することができた。その結果、足部の筋肉形態は鳥類あるいは飛行の起源の近傍で急激に変化したのではなく、化石恐竜類の系統において徐々に派生的な状態が蓄積されてきたことが判明した。特に、現生ワニ類に代表されるような原始的状態では発達していた短い趾の伸筋の機能が、まず趾の内転筋及び外転筋により、さらにはより近位に起始する長い伸筋により置き換えられていくという進化シークエンスは、本研究により初めて明らかになった。これらの結果は、骨格形態のみではわからなかった、主竜類の足部解剖系のダイナミックな形態進化を明らかにした点で、古脊椎動物学に大きく貢献するものである。

第 5 章では、第 4 章で明らかになった進化シークエンスを中心に、本研究で得られた結果を、主竜類の進化史上起きた移動様式や姿勢との関連において論じている。特に骨形態を基に、原始的な這い歩きから直立姿勢への変化は初期の鳥頸類において起こったと考えられているが、本研究により、直立姿勢における前後方向の足部の動きに適応した筋肉形態の変化は、最終的には鳥類に近縁な獣脚類恐竜において完成したことが示された。これは、骨の大規模な形態変化と筋肉系の進化の間でタイミングの乖離があることを示したものである。また、本研究により現生鳥類に見られるような腱鞘の発達や趾の屈筋の起始部の中足骨から大腿骨への変化は鳥獣脚類の起源付近で起こったことが示されたが、これは獣脚類の系統において起きた、腰関節駆動から膝関節駆動への歩行様式の変化をさらに推し進めた形態変化の一つである可能性が示された。

以上述べたように、本論文は主竜類の形態的特徴とその進化プロセスに新知見をもたらしたオリジナリティの高い研究成果である。したがって、博士(理学)の学位を授与できると認める。