



# Estimation of avian body characters and ecology from avian track morphology; application to theropods and Cretaceous avian

田中, 郁子

---

(Degree)

博士 (理学)

(Date of Degree)

2016-03-25

(Date of Publication)

2018-03-25

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲第6612号

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1006612>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



(別紙様式 3)

## 論文内容の要旨

氏名 田中 郁子

専攻 地球惑星科学

論文題目 (外国語の場合は、その和訳を併記すること。)

Estimation of avian body characters and ecology from avian track morphology; application to theropods and Cretaceous avian

(現生鳥類足印形態に基づく身体形態と生態の推定; 獣脚類と白亜紀鳥類への適用)

The main goal of paleontology is to reveal the evolution of life. Fossils are the only evidence of extinct organisms. They greatly contribute to the studies of evolution. Animals have diversified morphology and surface pattern of their bodies as they have spread their habitat regions in the process of evolution. Therefore, their bodies are related with habitat as well as their physiology and ecology. Size and shape are the main elements of animal body structure. Size can constrain shape, and shape can constrain locomotion. To prove these relationships, it is important to make a research on living animals. It is because a fossil shows only a part of information for animal's body, but living animals can complement information for fossilized animals. Fossilized animals are often extinct. But if the relative animals are survived, we can research them and reveal fossilized animals' characters and ecology. This kind of research named neopaleontology has recently become active accompanied by technological innovations, and its degree of importance becomes high in paleontology. We carried out a study of neopaleontology. Ichological experiments were conducted using modern birds. We also carried out a computer simulation experiment of theoretical morphometrics.

In the history of vertebrates' evolution, avian evolved in vertebrate lineages, having highly developed flight ability. Avian is a survivor of theropods that had flight ability in the later Jurassic period. Avians have two completely different styles of locomotion, flight and bipedal walking, and use them properly depending on situation. Their body bones and muscles are adapted to flight and bipedal walking. Light body weight is a special feature of avian which is a result of adaptation. Light bodies are profitable for flight against gravity and for supporting bodyweight with two legs. Avians have a

unique breezing system with air sac that was completed when they were primitive theropods. The air sac system is also closely related to lighter bones. Feather is light and strong material enables to have flight ability without losing locomotion of walking. In this study, we focus on avian. We measured avian body morphology and structure for avian taxa covering almost all avian orders, and collected avian track data based on ichnological experiments using living avians. From the analyses of the modern avian and track data, relationships between track morphological parameters, body weight, wing span, wing aspect ratio, and habitat. Applying the relationships, body parameters and habitats were estimated for extinct avians and theropods.

The relationship between body weight and footprint area of modern avians was derived and used to estimate the body weights of non-avian theropods taxa from the Triassic to Cretaceous and extinct avian taxa from the Cretaceous periods. Geometric information, such as the area and shape of fossil tracks of extinct avians and non-avian theropods, was used to estimate body weight and habitat type. The percentage prediction and standard error of estimates indicated that the body weight estimated from track area is comparable with body weight estimated from body fossils bones. Therefore, this approach is useful when the fossilized track record is richer than the fossilized skeletal record. The data sets for avians and reptiles were combined and used to derive a body weight-area relationship that may be applicable to a broader range of organisms, such as plantigrade quadrupeds and digitigrade bipeds. Additionally, scatter plots of the relationship between habitat type and footprint shape of modern avians were used to infer the habitat type of extinct avians. This finding suggests that the pes of animals, living in areas characterized by fluctuating water levels, and under conditions facilitating the preservation of footprints, were similar in form to those of extant semi-aquatic avians

Avian wings designed for flying may be related to tracks made by walking, another form of locomotion. Modern avian wing area and span and bodyweight data were collected and analyzed to examine how the wings might be related to tracks. A discriminant analysis showed that avian wings can be divided into three groups, similar to tracks, which are divided morphologically into three groups corresponding to habitat type. Multiple regression analyses revealed that the avian wing loading and aspect ratio were closely correlated to the parameters of track shape, expressed by a simple equation. These results may reflect the adaptation of avian locomotion to habitat. The regression analyses revealed that wing area and span were related to track area. The relationship provides a method for estimating the wing area and wingspan from the fossil track area. Using this method, the wingspan and area were estimated from three tracks of extinct

Cretaceous avian taxa. The estimated values suggest that *Archaeornithipus meijidei*, *Hwangsanipes choughi* and *Yacoraitichnus avis* had bodies similar to herons (or grus), large sandpipers (or small sea birds) and medium-sized gulls, respectively. The ecology of avian flight based on aerodynamics suggests that birds are divided by their wing aspect ratio into the two groups of “transport aircraft” and “fighter aircraft”. The former includes sea birds and wading birds. The latter includes song birds, birds of prey and pheasants.

An ichnological experiment using *Ciconia boyciana* was carried out to reveal morphological variability of tracks left on a potter sediment. We obtained a total of 56 tracks, from which their areas, lengths, widths, depths, and volumes were measured. An average of track areas almost equals to the median. *Ciconia boyciana* generally left morphologically uniform tracks, suggesting that it controls digits-substrate interaction to keep balance. A unique anatomical feature is that *Ciconia boyciana* does not leave metatarsal impression, unlike other wading birds, most of which leave it. This feature will be useful to identify *Ciconia boyciana* from other trackmakers having similar body weights and habitats. Track widths have a large range of variability up to 40 %, which would be reflected by how attached muscles on leg and foot of birds. The correlation analysis of track geometry reveals that the width and depth of a track have a trade-off relationship as to keep a same volume. Application of the theoretical morphology analysis to the track data reveals *Ciconia boyciana* pressures the outside of its digits during walking.

To examine the development of pattern formation from the viewpoint of symmetry, we applied a two-dimensional discrete Walsh analysis to a one-dimensional cellular automata model under two types of regular initial conditions. The amount of symmetry of cellular automata (CA) models under regular and random initial conditions corresponds to three Wolfram’s classes of CAs, identified as Classes II, III, and IV. Regular initial conditions occur in two groups. One group that makes a broken, regular pattern formation has four types of symmetry, whereas the other group that makes a higher hierarchy pattern formation has only two types. Additionally, both final pattern formations show an increased amount of symmetry as time passes. Moreover, the final pattern formations are affected by iterations of base rules of CA models of chaos dynamical systems. The growth design formations limit possibilities: the ratio of developing final pattern formations under a regular initial condition decreases in the order of Classes III, II, and IV. This might be related to the difference in degree in reference to surrounding conditions. These findings suggest that calculations of symmetries of the structures of one-dimensional cellular automata models are useful for

revealing rules of pattern generation for animal bodies.

指導教員  
兵頭 政幸

氏名	田中 郁子		
論文 題目	Estimation of avian body characters and ecology from avian track morphology; application to theropods and Cretaceous avian 現生鳥類足印形態に基づく身体形態と生態の推定; 獣脚類と白亜紀鳥類への適用		
審査委員	区分	職名	氏名
	主査	教授	兵頭 政幸
	副査	教授	荒川 政彦
	副査	講師	山崎 和仁
	副査	特任助教	久保 泰
要 旨			
<p>本論文は、現生鳥類の足跡と翼の形態学的解析を行い、足跡と体重、翼開長、翼面積、生息環境、歩行の関係を導き出した。その関係を使って絶滅動物の足跡化石から、生態推定を行った。さらに、生物の模様と進化戦略との関係に関する理論的研究も行った。本論文は、6つの章から構成される。</p> <p>第1章では、研究の背景として、生物進化における化石研究の意義について述べている。そして、足跡化石研究において、足跡形成者の行動学的情報や形成者が生息した堆積環境に関する情報を復元することの意義について述べている。また、これまでに行われてきた足跡研究を概観し、研究方法として現生痕学や実験痕学が誕生した過程、その手法による研究の発展や問題点などについて述べている。さらに、足跡形態に着目し、足跡の計測値から、印跡動物の生理や生態、移動様式を推定する方法の開発やその適用例なども紹介し、今後の研究の発展性について述べている。最後に、本研究の目的が述べられている。その一つは、足跡形態から印跡動物の形態・生態の推定のために、現生痕学的研究、コウノトリを使った実験痕学の研究を行うこと、もう一つは、鳥類を含む生物全般の体表面の模様と進化戦略の関係の解明をめざし、数値実験に基づく理論的研究を行うことである。</p> <p>第2章では、取得した現生鳥類のデータから、足跡面積と体重の間に線形関係があることを発見した。また、足跡形態の主成分分析により、第2指、第4指間の角度と第1指の長さが鳥類を3つのグループに分け、各グループが樹上、陸上、半水生の生息環境に対応していることを発見し、足跡形態と生息環境の間にも関係があることを見出した。そして、これらの関係を用いて、小型非鳥獣脚類と絶滅鳥類の生態推定を行った。足跡化石は、絶滅鳥類やその近縁な小型非鳥獣脚類、翼竜などの飛行動物や、体化石が産出しない時代(例えば三疊紀後期～ジュラ紀前期にかけて)の動物の推定に非常に有効なツールであることを論じている。足跡化石から推定した体重がその有効性が認められている体化石からの体重推定結果と誤差範囲内で一致することから、足跡化石からの体重推定の有効性を示した。</p> <p>第3章では、取得した現生鳥類の翼のデータと公表されているデータの判別分析、重回帰分析を行い、翼のアスペクト比と翼面荷重が鳥類を3つのグループに分け、それぞれが樹上、陸上、半水生の生息環境に対応していることを発見した。このことは第2章の結果と合わせて、鳥類足跡と翼の形態形質(アスペクト比と翼面荷重)が関係していることを示す。また、足跡形態と翼開長、翼面積との間に線形関係があることを見つけた。この関係式を用いて、足跡化石から絶滅鳥類の生態推定を世界で初めて行っている。さらに、足跡と翼の形態形質の間に定量的な関係があることから、身体構造の形態と機能が多様な鳥類であるが、飛行と歩行という本質的に異なるふたつの移動方法が関連性をもつ事を明らかにした。</p> <p>第4章では、コウノトリを用いた実験痕学的研究により、コウノトリの足跡形態と足の動き、足の構造、歩行との関係を明らかにした。脊椎動物の足跡形態の形成における重要な要因として、足の形態、足の動き、堆積物という3つの条件が提唱されてきた。これまでの多くの足の動きの研究は、</p>			

氏名	田中 郁子
<p>体化石と相互補完し行われてきた。しかしながら、足跡化石と体化石は同じ環境条件で形成されないため、両者の対比には議論の余地がある。そこで、本研究は足跡形態から直接、足の形態や足の動きを推定するために、ある均質な堆積物に残った足跡のデータを取得し、その形態や大きさの差異やバラつきを、新しい手法を導入し解析を行った。その結果、足跡形態から足の動き、足の構造、さらには歩様にまで言及できる事を示した。また、メタターサル痕が足跡に残らないことがコウノトリの足跡の特徴として、遺跡や新生代の化石サイトにおける足跡化石の認定に有用であることを示した。</p> <p>第5章では、鳥類を含む生物全般の体表面の模様と進化戦略との関係について理論的研究を行った。一次元同期的セルオートマトンモデルの初期条件に理論的に考え得る全ての規則的条件とランダム条件を入れ、二次元模様を作成した。その模様を解析し、模様と三つの進化戦略(スペシャリスト、ジェネラリスト、その中間)との対応関係を示した。</p> <p>第6章では、全体の主要な結論をまとめている。</p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1) 鳥類の足跡面積と体重に線形関係があることを発見した。</li> <li>2) 1)の関係を用いて小型非鳥獣脚類と絶滅鳥類の体重推定を行い、体化石からの体重推定結果と誤差範囲内で一致することから、足跡化石からの体重推定の有効性を示した。</li> <li>3) 第2指、第4指間の角度と第1指の長さが決める足跡形態の第一主成分値が鳥類を3つのグループに分け、それぞれが、樹上、陸上、半水生の3つの異なる環境に生息する鳥類に対応していることを発見した。</li> <li>4) 翼のアスペクト比と翼面荷重が鳥類を3つのグループに分け、それぞれが樹上、陸上、半水生の生息環境に対応していることを発見した。</li> <li>5) 足跡面積と翼開長、翼面積との間に線形関係があることを見つけた。</li> <li>6) 5)の関係を用いて、足跡化石から絶滅鳥類の生態推定を行って、体化石がほとんど産出しない白亜紀の鳥類に新たな情報を与えた。</li> <li>7) 足跡と翼の形態形質の間に定量的な関係を見出し、鳥類の飛行と歩行という本質的に異なる二つの移動方法が生息環境を介して関連性をもつ事を示唆した。</li> <li>8) コウノトリの足跡にはメタターサル痕が残らない。これは大型獣禽類(サギ類、ツル類、コウノトリ類)の足跡の識別に寄与する。</li> <li>9) コウノトリの足跡の足跡理論形態空間解析により、歩行時に足の外側に力がかかっていることが示した。この結果は、行跡と腰幅の解析から示唆されることと一致する。</li> <li>10) 鳥類を含む生物全般の体表面の模様と進化戦略との間に関係があることを見出した。</li> </ol> <p>本研究は、鳥類の足跡に関わる数多くの発見を行っている。そして、足跡の形態と鳥類の生息環境および体の形態との間に見出した関係式を用いた、足跡化石から絶滅鳥類などの生態と生息環境を推定する方法の提案は、古生物学、特に古生痕学分野におけるに大きな貢献であると言える。これらの成果、および生物全般の体表面の模様と進化戦略との関係に関する成果は、生物進化に関わる重要な知見を得たものとして価値ある集積であると認める。よって、学位申請者の田中郁子は、博士(理学)の学位を得る資格があると認める。</p>	