— 総 説 —

鳥類の起源としての恐竜と、恐竜の子孫としての鳥類

川上和人^{1,*}・江田真毅²

¹ 森林総合研究所 〒305-8687 茨城県つくば市松の里 1

² 北海道大学総合博物館 〒060-0810 北海道札幌市北区北 10 条西 8 丁目

(2017 年 8 月 16 日受付；2017 年 12 月 5 日受理)

キーワード：進化、恐竜、羽毛、鳥類の起源、獣脚類。

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2018

Kazuto KAWAKAMI^{1,*}, Masaki EDA². Dinosaurs as ancestors of birds, and birds as descendants of dinosaurs. *Jpn J Ornithol* 67: 7–23. (2018)

Abstract. The origin of birds has been a fundamental and challenging subject in ornithology since the discovery of *Archaeopteryx*. Although the phylogenetic relationship between birds and crocodiles has been recognized since the beginning of discussion, researchers were unable to reach a consensus as to which was the ancestor of modern birds. Pterosauria, Crocodilia, Thecodont, Ornithischia, and Theropoda have all been put forward as the ancestors of birds. Recent paleontological studies have clarified that birds are derived from a clade of Maniraptora in the clade Coelurosauria among the Theropod dinosaurs. Fossil evidence has demonstrated that birds share several features with Coelurosauria dinosaurs, such as bipedal locomotion, fork-shaped furcula, air sacs, and laterally flexing wrists. Embryological and molecular biological evidence correspond with this view. Today, birds are phylogenetically defined as avian dinosaurs, and other dinosaurs are defined as non-avian dinosaurs. This implies that dinosaurs did not become extinct at the end of the Cretaceous period, 66 million years ago. Feathered dinosaurs represent one of the most remarkable topics of recent paleontology. Various dinosaurs with contour feathers have been found among the Coelurosauria, while simple filament-like protofeathers have been detected in an even wider range of taxa, including the Ornithischia. Furthermore, flightless *Ornithomimus edmontonicus* has been shown to have possessed pennaceous wings. These findings imply that non-avian dinosaurs evolved feathers and wings for reasons unrelated to flight, perhaps for display. While toothless beaks, the pygostyle, shortened tails, and keeled sternums are considered to have evolved for flight, bipedalism, air sacs, and furcula are considered to be cases of exaptation. The fields of ornithology and paleontology may contribute to each other based on the close relationships between birds and dinosaurs. Collaboration between these two fields is essential for their future development.

Key words: Evolution, Dinosaur, Feather, Origin of bird, Theropoda.

¹ Forestry and Forest Products Research Institute, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305–8687, Japan.

² Hokkaido University Museum, Hokkaido University, Kita 10, Nishi 8, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060–0810, Japan.

はじめに

鳥類の起源がどこにあるのかという疑問は、鳥

類学の中でも古典的かつ注目を浴びてきた命題の 1 つである。かつては、恒温性や二心房二心室の心臓、発達した脳などの共通点やミオグロビンとヘモグロビンのアミノ酸配列の類似性から、鳥類は哺乳類と近縁とする説もあった (Gardiner 1982; Bishop & Friday 1988)。一方で、爬虫類との近縁

* E-mail: kazzto@ffpri.affrc.go.jp

doi:10.3838/jjo.67.7

JOI:JST.JSTAGE/jjo/67.7

性も古くから主張され、鳥類と爬虫類は竜弓類 *Sauropsida* として1つの分類群にまとめられた例もある (Huxley 1867)。鳥類と爬虫類では後頭類が1つであること、中耳が耳小柱のみで構成され方形骨や関節骨が加わらないこと、体表に鱗を持つことなど多くの共通点がある (Gill 2007)。また、ミトコンドリア DNA や核 DNA の分析でも、現生鳥類は現生のワニ類と近縁であることが示されている (c.f. Hedges 1994; Kumazawa & Nishida 1999; Iwabe et al. 2004)。これらの証拠から、鳥類が爬虫類から進化したとする考えは広く一般に受け入れられている (森岡 1984; Gill 2007)。

一方で、鳥類が爬虫類のどのグループから派生してきたかについては多くの議論があった。これまでに翼竜目 *Pterosauria* (e.g. Owen 1863; Seeley 1881, 1901)、ワニ目 *Crocodylia* (e.g. Walker 1972; Martin et al. 1980)、槽歯類 *Thecodont* (e.g. Heilmann 1926; Bock 1969; Feduccia 2002)、そして恐竜の鳥盤類 *Ornithischia* (e.g. Galton 1970)、獣脚類 *Theropoda* (e.g. Huxley 1870; Ostrom 1973) などが鳥類ともっとも近縁である可能性が主張されてきた。最近では、鳥類が獣脚類恐竜から進化したことが広く一般に受け入れられてきているが、この説の定着までには長い時間と様々な議論がなされてきた。

本総説では、まず鳥類の起源についての理解を深めるため、鳥類の祖先が獣脚類恐竜と考えられるに至った経緯と根拠を概観する。次に現生鳥類が持つ羽毛や翼などの特徴的な形質が、祖先的な獣脚類恐竜からの進化のどの段階で獲得されたのかを整理し、飛行と形態進化の関係について述べる。最後に、鳥類と恐竜の関係に基づき、鳥類学と恐竜学の協働について議論する。

恐竜とは何か

恐竜は中生代三畳紀から白亜紀にかけて陸上で繁栄した爬虫類で、全長数十 cm の小型種から 30 m を越えるとされる大型種まで多様な形態を持つ種が確認されている (Mazzetta et al. 2004; Holtz 2007)。恐竜はワニ類や翼竜類などが含まれる主竜類に属し、大きく鳥盤類 *Ornithischia* と竜盤類 *Saurischia* の二つの系統に分けられる。鳥盤類はトリケラトプス *Triceratops* に代表される角竜類 *Ceratopsia* やイグアノドン *Iguanodon* に代表される鳥脚類 *Ornithopoda* を含むグループで、骨盤を構成する恥骨が尾側を向くことを特徴とする。これに対して竜盤類では恥骨が頭側を向き、アパトサ

ウルス *Apatosaurus* などを含む竜盤形類 *Sauropodomorpha* とティラノサウルス *Tyrannosaurus* などを含む獣脚類 *Theropoda* の二つのグループに分けられている。なお、恐竜は現代では単系統群と認識されているが、Bakker & Galton (1974) がその単系統性を主張するまでは鳥盤類と竜盤類は主竜類の異なる系統と考える説が有力だった (Seeley 1888)。

恐竜の出現は約 2 億 3 千万年前と考えられており、ブラジルで発見されたスタウリコサウルス *Staurikosaurus pricei* などが最初期の恐竜として知られている (Nesbitt et al. 2009)。ただし、アフリカから発見されたニャササウルス *Nyasasaurus parringtoni* も、最古の恐竜の可能性があると指摘されており、その場合は恐竜の起源が約 2 億 4 千万年前に遡ることになる (Nesbitt et al. 2013)。恐竜は約 1 億 7 千万年間にわたり繁栄し、世界の各地から化石が見つかった。しかし、約 6,600 万年前の白亜紀末に現在のメキシコのユカタン半島に衝突した巨大隕石による直接的な影響と、衝突後に生じた寒冷化による環境変化などの間接的影響により絶滅したと考えられてきた (Schulte et al. 2010)。

鳥類の起源に関する議論

1) シンチョウの発見と恐竜起源説

鳥類と恐竜が近縁であるとする議論は、シンチョウ *Archaeopteryx lithographica* の発見に端を発している。シンチョウはドイツのバイエルン地方の後期ジュラ紀 (約 1 億 5,000 万年前) のゾルンホーフェン石灰岩層から発見された化石に基づいて 1861 年に記載された古鳥類 *Archaeornithes* である (Meyer 1861a)。最初に見つかったのは 1 枚の風切羽のみだったが、その後同じ地域からはほぼ全身が保存された化石が見つかった (Meyer 1861a, 1861b; Owen 1863)。シンチョウの化石からは羽毛の痕跡や叉骨などが見つかったため当初から鳥類と認識されていたが、一方で爪のある指を含む前肢やトカゲのように多くの椎骨が連なった長い尾を持っており、現生鳥類と爬虫類の中間的な形質を持つ動物と認識された (Owen 1863)。チャールズ・ダーウィンは著書「種の起源」の第 4 版において、生物進化の証拠の 1 つとしてシンチョウに言及しており (Darwin 1866)、発見直後から大きな注目を浴びていたことがうかがわれる。その後、Huxley (1868, 1870) は獣脚類のコンプソ

グナトウス *Compsognathus* や鳥脚類のヒプシロフォドン *Hypsilophodon* とシソチョウの骨格を比較した結果、特に骨盤や足首の関節の形態に多くの類似点があることから、鳥類と恐竜は近縁であると主張した。ただし、鳥脚類は、現代では鳥類の直接の祖先とは異なる系統と考えられている。また、Baur (1883) は鳥類の足根骨の発生の仕方は恐竜の系統発生を示しており、やはり両者が類縁関係にあると主張している (Feduccia 1999)。この他にも、Marsh (1877) や Williston (1879) など同様の立場から鳥類の恐竜起源説に賛同している。

一方で、このような形態的類似は適応的に獲得されうるもので、系統を反映していない可能性があるという批判もあった (Dollo 1882; Dames 1884; Parker 1887)。Heilman (1926) は、鳥類とコンプソグナトウスの骨格は似ているものの、鳥類の骨格に見られる鎖骨が癒合した叉骨が恐竜からは見つかっていないため、鳥類は恐竜から進化したものではなく槽歯類に起源するものと述べた。槽歯類は恐竜が分岐する以前の基盤的な主竜類の総称である。その後 Heilman (1926) の主張に対する目立った反論は見られず、約 50 年間は鳥類の起源に関する議論に大きな進展はなかった (Feduccia 1999)。

2) 恐竜ルネッサンス

1964 年に獣脚類のデイノニクス *Deinonychus antirrhopus* が発見されたことにより (Ostrom 1969)、鳥類の起源に関する議論が再び活発化した。ジョン・オストロムは、改めてシソチョウの骨格とデイノニクスやオルニトレステス *Ornitholestes hermanni* などの獣脚類恐竜の骨格を比較し、鳥類と恐竜が骨学的に類似した特徴を持つことを述べた (Ostrom 1973, 1974, 1975)。特に、手首や肩の関節の形態、指骨の数、骨盤の形態などに共通点が見出されている (Ostrom 1974, 1975; Feduccia 1999)。半月形をした手根骨の関節面は鳥が翼をたたくのに寄与する特徴であり、また肩関節を構成する上腕骨の関節面の広さは翼を上下に稼働させて羽ばたくために必要な部位であることから、特に鳥類と結びつく形態と考えられる。Bakker & Galton (1974) はこの主張を強く支持しており、鳥類を含む単系統群としての恐竜類 *Dinosauria* を提案している。その後、鳥類と恐竜を含む形態形質を用いた系統解析が盛んに行われるようになり、鳥類は特にコエルロサウルス類

Coelurosauria から派生してきたという説が一般化してきた (Padian 1982; Gauthier & Padian 1985; Gauthier 1986; Holtz 1994; Forster et al. 1998)。また、Heilman (1926) が恐竜にはないと主張した鎖骨または叉骨も鳥盤類、竜脚類、獣脚類など様々な恐竜で発見され (e.g. Bryant and Russell 1993; Chure & Madsen 1996; Makovicky & Currie 1998; Tykoski et al. 2002; Tschopp & Mateus 2013)、鳥類の恐竜起源説は広く受け入れられるようになってきた。同時に、恐竜温血説が唱えられ、恐竜はそれまで考えられていたよりも活動的で社会性を持った動物であるという考えが提案された (Bakker 1972)。この鳥類と恐竜の関係を含む新たな恐竜像に関するパラダイムシフトは、恐竜ルネッサンスと呼ばれている。ただし、鳥類の恐竜起源説に対する反論は一部で根強く残っていた。鳥類と恐竜の形態の類似性は、二足歩行を個別に獲得した結果として収斂進化した可能性があり (Hecht 1976)、鳥類は恐竜よりもむしろワニ目や槽歯類に近いという主張があった (e.g. Martin et al. 1980; Feduccia 1999)。

3) 羽毛恐竜の発見

このような議論の中、鳥類の恐竜起源説を補強する証拠として、羽毛の痕跡を伴う恐竜化石が発見されるようになった。羽毛を持つ恐竜は一般に羽毛恐竜と呼ばれている。最初に見つかった羽毛恐竜は中国の前期白亜紀の地層から発掘されたシノサウロプテリクス *Sinosauropteryx prima* で、1996 年に発表された (Ji & Ji 1996)。本種は当初は基盤的な鳥類と考えられていたが (Ji & Ji 1996)、その後に鳥類よりも起源の古い獣脚類のコンプソグナトウス類と考えられるようになった (Chen et al. 1998)。なお、ここで見つかった羽毛は羽軸と羽弁を持つ正羽ではなく、単純なフィラメント状の構造の原始的な羽毛 (原羽毛) である。本種からの羽毛の発見の後、同じく中国からプロタケオプテリクス *Protarchaeopteryx robusta* やカウディプテリクス *Caudipteryx zoui*、シノルニトサウルス *Sinornithosaurus millenii* など羽毛を持った獣脚類が相次いで発見されている (Chen et al. 1998; Ji et al. 1998; Swisher et al. 1999)。羽毛恐竜の発見例のほとんどは中国であるものの、マダガスカルで見つかったラホナヴィス *Rahonavis ostromi* やカナダのオルニトミムス *Ornithomimus edmontonicus* のように別の地域で見ついているものもある (Forster et al. 1998; Zelenitsky et al. 2012)。

一部では原羽毛の化石とされるものは恐竜の外皮を補強するコラーゲン線維の残存物の可能性があるという主張もあったが (Feduccia et al. 2005), このような意見は少数であり, 一般に羽毛恐竜の存在は広く認められている. 羽毛恐竜であるアルヴァレスサウルス類のシュヴウイア *Shuvuuia deserti* の羽毛化石からは, β ケラチン由来の物質が見つかったが α ケラチン由来の物質は見つからない (Schweitzer et al. 1999). 爬虫類の鱗や皮膚には両方の成分が含まれており, β ケラチンのみを含むのは鳥類の羽毛の特徴であることから, 少なくともこの恐竜で見つかった羽毛状の構造は鳥類の羽毛と相同と考えられる (Schweitzer et al. 1999). また, ドロマエオサウルス類のミクロラプトル *Microraptor gui* では, 羽毛で構成された翼が見つかり, 飛行も可能だったと考えられている (Xu et al. 2003).

一方で, 鳥類と恐竜の近縁性を示す証拠とされたシノサウロプテリクスやミクロラプトルなどは, シノチョウが見つかった後期ジュラ紀よりも新しい時代である白亜紀に出現した恐竜であるため, 時系列的に問題があるという指摘もあった (Feduccia & Martin 1998; Feduccia 1999; Dodson 2000). しかし, その後にペドペンナ *Pedopenna daohugouensis* やアンキオルニス *Anchiornis huxleyi* などシノチョウよりも古い時代の羽毛恐竜も見つかるようになり (Xu & Zhang 2005; Xu et al. 2009), 時系列に関する問題は解決されている.

4) 発生学的研究による前肢の指の相同性問題の解消

時系列の問題と並んで, 鳥類の恐竜起源説に対する反論の根拠となっていたのが, 前肢の三本の指の相同性の問題である. 鳥類の前肢の指は, 発生学的な研究から第2-4指であると考えられてきた (Burke & Feduccia 1997; Feduccia & Nowicki 2002). しかし, 鳥類の起源と考えられている獣脚類の恐竜は, 5本指の祖先から第4, 5指が退化し第1-3指の3本が残るという経過をたどってきたと考えられている (Padian & Chiappe 1998). たとえば, 基盤的な獣脚類であるヘレサウルス *Herrerasaurus ischigualastensis* は機能的な第1-3指と退化傾向にある第4, 5指を, より新しい時代の獣脚類であるコエロフィシス *Coelophysis bauri* は機能的な第1-3指と退化傾向にある第4指を (Rinehart et al. 2007), 鳥類の起源に近いとされるデイノニクスは第1-3指のみを持っている

(Wagner & Gauthier 1999). 第1-3指を持つ恐竜から, 第2-4指を持つ鳥類が進化したと考えるのは合理的ではないため, 鳥類の恐竜起源説の持つ矛盾と考えられていた. このような状況の中, 獣脚類のリムサウルス *Limusaurus inextricabilis* では退化的な第1指と発達した第2-4指が見つかり, これが獣脚類から鳥類への進化の証拠の1つとして提案された (Xu et al. 2009). しかし, リムサウルスは鳥類の直接の祖先の系統とは異なるため, 矛盾の完全な解消には至らなかった.

しかし, Tamura et al. (2011) がニワトリ *Gallus gallus domesticus* の胚を用いて指の初期発生過程を検証したところ, 発生の最初期には指の原基が第2-4指が形成される位置にあるものの, その後に位置がずれて第1-3指として発生することが明らかになった. これにより, 現生鳥類の持つ3本の指も獣脚類恐竜と同じく第1-3指であることが証明され, 前肢の指の相同性問題における矛盾は解消されることとなった.

5) 分子系統学的アプローチと鳥類の起源

近年は古生物試料からのDNA抽出技術が向上しているため, 恐竜の化石からDNAを抽出して分析することにより, 鳥類と恐竜の系統関係を明らかにできることが期待される. しかし, 化石に保存されたDNAは521年前後で半減すると推定されており (Allentoft et al. 2012), 6600万年前に絶滅した恐竜からDNAを抽出して分析することは難しいと考えられる. 恐竜の化石からDNAを抽出したとする報告もあったが (An et al. 1995; Li et al. 1995), これは外来DNAの混入の可能性が否定できないとされている (Wang et al. 1997).

一方で, 良好に保存された化石の場合にはコラーゲタンパクが保存されている場合がある (Asara et al. 2007). このようなコラーゲタンパクから得られたアミノ酸配列の比較により, 獣脚類のティラノサウルスは, ワニ類やトカゲ類に比べてニワトリやダチョウ *Struthio camelus* などの鳥類に系統が近いことが示されている (Organ et al. 2008).

以上のように, 形態学的, 発生学的, 分子生物学的な検証を経て, 最近では鳥類の起源は恐竜であるとの説が広く受け入れられている. このことは, 鳥類は系統学的には恐竜の一部であり, 恐竜は白亜期末に全ての種が絶滅したわけではないことを意味している. このため, 従来「恐竜」と呼ばれていた鳥類以外の恐竜は「非鳥類型恐竜 non-avian

dinosaurs」と呼ばれるようになってきている。なお、現生鳥類に続く系統は、獣脚類のテタヌラ類 Tetanurae のコエルロサウルス類 Coelurosauria に属するマニラプトル形類 Maniraptoriformes の一系統であるオルニトミモサウルス類 Ornithomimosauria のマニラプトル類 Maniraptora に属すると考えられている。こうして、シソチョウの発見以来続いていた鳥類の起源に関する論争は一定の結論に達した。

鳥類の特徴の獲得

現生鳥類は、現生動物の中で最も近縁とされるワニ類と区別する多数の形態的特徴を持っている。1) 二足歩行、2) 気嚢、3) 叉骨、4) 羽毛、5) 翼、6) 竜骨突起の発達した胸骨、7) 尾端骨と尾羽で形成された尾、8) 歯のない嘴などの形質は、現生鳥類を象徴する代表的な特徴であり、いずれも飛行と密接な関係があると考えられる (c.f. Feduccia 1999; Gill 2007)。しかし、必ずしもこれらの特徴の全てが、飛行という行動に伴って獲得されたわけではない。特に 1)–5) の形質については、鳥類の祖先である無飛翔性の恐竜の時代に獲得されたものと考えられている (Xu et al. 2014)。ここでは、これらの形質と鳥類の進化について整理したい。

鳥類学事典 (山岸ら 2004) では、鳥類を鳥綱 Aves に属する脊椎動物とし、翼や風切羽などの飛翔器官、羽毛と流線型の体形、二足性、嘴と嚥嚢・前胃・砂嚢を持つ消化系、含気骨と気嚢による呼吸系、二心房二心室の心臓などの循環系、尿酸による排出系、発達した脳と視覚、恒温性、卵性、尾端骨などの特徴の組み合わせで定義されるとしている。ただしこれはあくまでも現生鳥類を中心に考えたもので、系統学的に鳥類を定義したものではない。

系統を考慮して考えると、鳥類は非鳥類型恐竜から連続的に進化しているため、両者の間で明確に境界線を引くことは難しく (Brusatte et al. 2014)、鳥綱 Aves の定義は必ずしも一定していない (Gauthier & de Queiroz 2001)。狭義にはイクチオルニス類 *Ichthyornis* よりも現生鳥類に近いグループのみを鳥綱としている場合もあるが (e.g. Gatesy & Dial 1996)、現生鳥類とシソチョウの最も新しい共通祖先から派生した子孫の全てという定義が一般に受け入れられている (e.g. Padian & Chiappe 1997)。しかし、この定義による鳥類が進化する以前にも、ミクロラプトル・グイのように

翼による飛行が可能だったと考えられる羽毛恐竜が存在しており (Xu et al. 2003)、これを鳥類と区別することには分類学的な意味以上のものはないと考えられる。このため、飛行が可能な翼を持つ恐竜とその子孫に対して、鳥群 Avialae という分類群が提案された (Gauthier & de Queiroz 2001)。最近では、鳥群は鳥綱と同義で現生鳥類とシソチョウを含むクレードを指すことが少なくないが (e.g. Pittman et al. 2013; Brusatte 2015)、Aves に含まれないスカンソリオプテリクス *Scansoriopteryx* などを含めデイノニコサウルス類 *Deinonychosauria* より現生鳥類に近い全ての獣脚類の系統を示すものとして使用されることもある (e.g. Xu et al. 2010a)。この場合、飛行が可能だったと考えられているドロマエオサウルス類のミクロラプトルは鳥群には含まれない。ドロマエオサウルス類を含むデイノニコサウルス類と鳥群を含み、より古い系統であるオヴィラプトロサウルス類より現生鳥類に近い獣脚類の系統を表す分類群としては、原鳥類 *Paraves* が定義されている (Sereni 1998)。なお、シソチョウは鳥群には含まれず、デイノニコサウルス類に含まれるとする見解もある (Xu et al. 2011)。

ここでは、鳥類 Aves は現生鳥類とシソチョウの最も新しい共通祖先から派生した子孫の全て、鳥群 Avialae はデイノニコサウルス類よりも現生鳥類に近い獣脚類の全て、原鳥類 *Paraves* はオヴィラプトロサウルス類より現生鳥類に近い獣脚類の全てとする (図 1)。また鳥類の中でもジェホルニス類 *Jeholornis* よりも現生鳥類に近いグループを尾端骨類 *Pygostylia*、コンフキウソルニス類 *Confuciusornithiformes* よりも現生鳥類に近いグループを鳥胸類 *Ornithothoraces*、エナンティオルニス類 *Enantiornithes* よりも現生鳥類に近いグループを真鳥形類 *Ornithuromorpha*、ヘスペロルニス類 *Hesperornithiformes* とイクチオルニス類および現生鳥類からなるグループを真鳥類 *Ornithurae* とする (c.f. Chiappe & Dyke 2006; Xu 2014)。

1) 二足歩行

現生鳥類は二足歩行を行うことにより、前肢を体の支持機能から解放し、飛行に特化した器官 (= 翼) として進化させることが可能となったと考えられる。同じく飛行性の脊椎動物であるコウモリ目や翼竜目は、基本的に地上では四足歩行を行う (e.g. Hand et al. 2009; Padian 2003)。このため、前肢は飛行と地上での体の支持という異なる機能

図1. 鳥類及び近縁分類群の系統関係 (Chiappe & Dyke 2006, Xu et al. 2014, Brusatte et al. 2015 を参考に描いた).

Fig. 1. Phylogenetic relationships of major avian and non-avian groups (drawn based on Chiappe & Dyke (2006), Xu et al. (2014), and Brusatte et al. (2015)).

を維持する必要がある、飛行に最適な軽量かつ空気抵抗の少ない翼を持つことは難しい。

鳥類の祖先は二足歩行を行う獣脚類であることから、この形質は飛行性の鳥類が出現する以前に獲得されたものと言える (Brusatte 2015)。恐竜の二足歩行は、肉食の種が獲物を捕食するためや、走行時に効率的に推進力を得るための適応として進化した可能性があると考えられている (Persons & Currie 2017)。鳥類が結果的に飛行に特化した器官として翼を進化させることができたのは、二足歩行という特異な形質を祖先である非鳥類型恐竜が獲得していたことに強く起因していると考えられる。

2) 気嚢

気嚢は現生動物では鳥類のみに見られる呼吸器系の構成器官で、肺を形成している気管支が肺の外に膨出したものである (山岸ら 2004)。多くの鳥類は9個の気嚢を持ち、頸部、胸部、腹部など体内のさまざまな部位に格納されている。その一部は上腕骨や椎骨などの中にも貫入しており、気嚢が貫入する骨にはそのための窩や孔が形成され、含気化することが知られている (O'Connor & Claessens 2005)。気嚢は肺の前後にあり、吸い込まれた空気は後方気嚢を経て肺に送られ、ガス交換後に肺から排出された空気が前方気嚢を経て体外に排出される。このように一方通行の経路を通することで、肺の中の空気は呼吸のたびにほぼ完全に入れ替わる (Gill 2007)。この方法により、吸気

と排気が混じりやすい哺乳類に比べガス交換の効率がよく、多量の酸素を必要とする飛行運動を効率よく行うことができる (Gill 2007)。また、鳥類は飛行により体内に生まれた熱を排出する必要があるが、皮膚に汗腺を持っていないため、表面積の広い気嚢が排熱の役割も果たしていると考えられる (Gill 2007)。

気嚢そのものは軟部組織のため化石に残りにくい。しかしマジュンガサウルス *Majungasaurus crenatissimus* や、コエルロフィシス *Coelophysis bauri*、アエロステオン *Aerosteon riocoloradensis* などの非鳥類型恐竜では、鳥類と同様に含気化した椎骨が認められ、これらの恐竜も気嚢を持っていたと推定されている (O'Connor & Claessens 2005; Wedel 2006; Sereno et al. 2008)。

非鳥類型恐竜の気嚢は、効率のよいガス交換や排熱など、鳥類と同様の機能を持っていたと考えられている (Sereno et al. 2008)。非鳥類型恐竜は基礎代謝が高かったと推定されており (Ruben et al. 1997, 1999)、エネルギーを得るため効率よく酸素を取り込む必要があったと考えられる。また Ward (2006) は、非鳥類型恐竜が繁栄した中生代は大気中の酸素濃度が低く、特に約2億年前には酸素濃度が現在の約半分 (10%程度) しかなかったため、やはり効率よく酸素を取り込む必要があったと考えている。これらに加え、二足歩行する恐竜では気嚢を体の上部に配置して重心を低下させることで回転慣性を抑えて機動性を高められると考えられており、これも気嚢の進化の一因と

なった可能性がある (Carrier et al. 2001; Farmer 2006; Sereno et al. 2008). いずれにせよ、飛行性鳥類に進化する前の恐竜が気嚢を獲得していたことにより、鳥類は飛行に利する効率のよい呼吸システムを得られたものと考えられる。

3) 叉骨

鳥類の叉骨は、翼の羽ばたきと同調して、V 字になっている上端の幅が伸縮し、バネのように動くことが知られている (Jenkins et al. 1988; Pool 1988). この機能が飛翔に対して具体的にどのように役立つのかは十分にはわかっていないが、叉骨の伸縮が気嚢の伸縮の動きを補助することで飛行時の呼吸を補助している可能性が指摘されている (Pool 1988; Gill 2007). また、ダチョウなどの古口蓋類やハワイの絶滅したカモ目であるモアナロ類などの無飛翔性の鳥類では、叉骨が退化し小型化または棘状になっている (Fedducia 1999). 叉骨は竜骨突起と共に飛翔筋である胸筋の付着部となっており、この骨が現生鳥類の飛翔に何らかの形で貢献していることを示している (Fedducia 1999).

非鳥類型恐竜が鎖骨または叉骨を持っていることは、前述の通りである。V 字形の叉骨はマニラプトル類の一部で獲得されたと考えられている (Xu et al. 2014). 単一の骨で構成されている叉骨は、左右に分かれた鎖骨に比べて胸郭の安定性に貢献し、横方向からの圧力に対して内臓を保護する機能があると考えられる (Fedducia 1999; Tschopp & Mateus 2013). 長い頸や長い尾を持つ恐竜では体幹に横方向の力がかかりやすく、胸郭を安定的に維持するために叉骨が獲得された可能性がある (Tschopp & Mateus 2013). なお、叉骨は、鎖骨が癒合したのと考えられてきたが (Gill 2007), 竜脚類の研究からは鎖骨ではなく間叉骨が発達したものの可能性も指摘されている (Tschopp & Mateus 2013).

4) 羽毛

羽毛は鳥類の最たる特徴の 1 つであるが、既に述べたとおり多数の非鳥類型恐竜の化石からもその痕跡が見つかっている。羽毛恐竜は、鳥類の起源と考えられている獣脚類の特にコエルロサウルス類から多く見つかっている (Xu & Guo 2009). しかし、鳥類の直接の祖先とは大きく系統の異なる鳥盤目のプシッタコサウルス *Psittacosaurus mongoliensis* やティアニュロン *Tianyulong*

confuciusi, クリンドロメウス *Kulindadromeus zabaikalicus* などからも羽毛が見つかっており、獣脚類以外の広い範囲の非鳥類型恐竜が少なくとも原始的な羽毛を持っていた可能性があるとも考えられている (Mayr et al. 2002; Zheng et al. 2009; Godefroit et al. 2014). また、恐竜とは異なる系統の爬虫類である翼竜でも、原羽毛に似た構造の繊維状組織が報告されている (Wang et al. 2002). これが恐竜の原羽毛と相同の器官であれば、羽毛の起源はさらにさかのぼることになる (Zhou 2004). 羽毛はタンパク質でできた分解されやすい組織であるため骨格に比べると化石として残りにくく、それぞれの恐竜の羽毛の有無についてはまだ十分にわかっていない。

羽毛は最も原始的な状態では単独のフィラメント状の組織で、その後には羽軸のない羽枝が束になった羽毛が出現し、続いて羽軸を中心に羽枝による羽弁を持つ羽毛が進化し、羽弁を形成する羽枝に小羽枝が進化し互いに鉤上の構造によって引っかかるように結合し、最終的に左右非対称の羽弁が進化したと考えられている (Prum 1999; Prum & Brush 2002).

現生鳥類の羽毛には、断熱、保護色やディスプレイなどの視覚的效果、風切羽や尾羽による飛行、剛毛羽による触覚としての機能、体の支持 (キツキ目の尾羽等)、防塵・防水機能 (サギ科、ハト科などの粉綿羽)、音響によるコミュニケーション (キガタヒメマイコドリ *Machaeropterus deliciosus* の風切羽)、水分の運搬 (サケイ科の体羽) など、さまざまな機能がある (c.f. Gill 2007). 羽毛恐竜には鳥類に進化する前の無飛翔性の種が多数含まれているため、原羽毛が飛行とは関係なく獲得されたことは間違いない。また、原始的な系統に見られるフィラメント状の羽毛では、体の支持、音響的效果、水分の運搬などの機能を持つことは難しいため、断熱や保護色、ディスプレイなどが主要な機能だったと考えられる。無飛翔性の現生鳥類の羽毛の研究から、羽毛はディスプレイのために進化した可能性が主張されている (McGowan 1989). しかし、視覚的效果は羽毛のない皮膚でも得られ、またシノサウロプテリクスなどに見られる原羽毛は短く密度も低かったため視覚的效果は低かった可能性があると考えられている (Chen et al. 1998). 一方で、原羽毛は特に小型の恐竜で見られ、逆に大型の恐竜ではほとんど見つかっていないため、保温などの断熱効果が主な機能だったと考えられることが多い (Chen et al. 1998; Xu et al.

2004; Bell et al. 2017). 中国遼寧省で見つかったユウティラヌス *Yutyrannus huali* は全長約 9 m の大型のティラノサウルス類ながら羽毛を持っていたことが知られている (Xu et al. 2012). この種が生息していた前期白亜紀には生息地の年平均気温が約 10 度と低かったため (Amiot et al. 2011), やはり保温のための機能を持っていた可能性がある (Xu et al. 2012). 以上の点から, 原羽毛はまず保温のために進化してきたと考えて不自然ではない. ただし, 同時に視覚的効果も持っていた可能性も考えられる.

一方で, 飾りのような羽毛を持つ無飛翔性の恐竜の化石も見つかっている. たとえば原鳥類のエピデクシプテリクス *Epidexipteryx hui* は尾に長いリボン状の羽毛を持っており, ディスプレイの機能があったと考えられている (Zhang et al. 2008). ただし, この恐竜は飛翔性の系統から二次的に無飛翔性になった可能性があるため, 必ずしも飛行より先にディスプレイの機能が進化したとは限らない. また, オヴィラプトル類のシミリカウディプテリクス *Similicaudipteryx yixianensis* では, 幼体では飾り羽のようなリボン状の羽毛が見られるが, 成体では確認されていない (Xu et al. 2010b). 成体で見られないことからディスプレイのための羽毛とは考えにくく, また現生鳥類に同様の例はないため, 現生鳥類には認められない機能があった可能性が指摘されている (Xu et al. 2010b).

5) 翼

現生鳥類の翼は飛行のために用いられる主要な器官となっている. 翼には飛行以外にも潜水 (ペンギン目やウミスズメ科等) やディスプレイ (ダチョウ目, フウチョウ目等), 走行の補助 (レア目等), 攻撃や防衛のための武器 (クセニシビス *Xenicibis xympithecus* 等), 採食の補助 (クロコサギ *Egretta ardesiaca* のキャノピーフィーディング等), 音声コミュニケーション (キジ目のホロ打ち等) などの機能があることが知られている (c.f. Gill 2007). 一方で, キーウィ目やエミュー目, ガラパゴスコバネウ *Phalacrocorax harrisi* などの無飛翔性鳥類では, 翼が著しく縮小しており, 現生鳥類の翼の主要な機能は飛行にあると考えることができる.

しかし, 羽毛恐竜では鳥類に進化する前の無飛翔性の種でも翼を獲得していたことが知られている. ドロマエオサウルス類のヴェロキラプトル *Velociraptor mongoliensis* やオルニトミモサウルス

類のオルニトミムス *Ornithomimus edmontonicus* では, 尺骨に風切羽の付着部である翼羽乳頭の痕跡が残っており, 原翼 *pennibrachia* と呼ばれる翼状の腕を持っていたとされている (Turner et al. 2007a; Zelenitsky et al. 2012). このため, 翼が飛行以外の機能のために進化してきたことは間違いのないと考えられる.

デインニクスのような肉食の恐竜では, 後肢で獲物を押さえつけた場合に翼を羽ばたかせてバランスをとり, また翼で覆い被さることで獲物の逃げ道をふさぐ効果があった可能性が述べられている (Fowler et al. 2011). また, 現生鳥類では翼は上り坂での走行時にダウンフォースを発生させることで前進を補助する機能があることが示されており, これが初期の翼の進化の原動力だった可能性もあるとされている (Dial 2003; Heers & Dial 2012). これらに対し, 植食性のオルニトミムスでは幼体と成体で共に羽毛が見つかっているが, 性成熟した成体のみが風切羽のある翼を持っていたため, これはディスプレイのための器官として進化したものと考えられている (Zelenitsky et al. 2012). オルニトミムスは翼を持つ羽毛恐竜の中で最も古い系統に属しているので, 翼の出現はディスプレイのためだったのかもしれない. しかし, これまでの証拠のみからではいずれの要因が翼の獲得の引き金となったのかを断言することは難しく, 今後の研究の進展が期待される.

いずれにせよ, 翼はその後に飛行のための器官となった. しかし, 前期白亜紀に生息していた鳥類であるコンフキウス *Confuciusornis sanctus* やアルカエオルニトゥラ *Archaeornithura meemannae*, ヤノルニス *Yanornis martini* などでは, まだ翼に爪のある指が残されている (Hou et al. 1995; Zhou & Zhang 2001; Wang et al. 2015). アルカエオルニトゥラやヤノルニスは真鳥形類に含まれる種である. これらの指は食物を固定したり樹上に登ったりするのに使用されていた可能性があり, 少なくともこの時代の翼には手としての機能が残されていたと言える. 現生鳥類でも比較的飛翔力が弱いとされるツメバケイ *Opisthocomus hoazin* の幼鳥には爪のある指があり, 樹上に登る際に使われる (Thomas 1996). 初期の鳥類の翼は現生鳥類に比べると飛翔力が低く飛翔生活への適応が不十分だったと考えられるため, 樹上における体の支持器官として爪のある指が機能を果たしていたのかもしれない.

翼の内部では手根骨と中手骨の癒合が進み手根

中手骨が形成されている。このことにより前肢の関節が減少し、翼の構造の堅牢性が増したと考えられる (McGowan 2004; Gill 2007)。また癒合により骨の総量が減り、関節を動かすために必要な筋肉も減少するため、軽量化が進むことになる (McGowan 2004; Gill 2007)。骨の癒合と減少は鳥類のボディプランの特徴の1つでもあり、下肢や骨盤などでも同様の現象が見られている (Gill 2007)。

ミクロラプトルやアンキオルニス、シソチョウ、サペオルニス *Sapeornis chaoyangensis* などの原鳥類や初期の鳥群では、前肢だけでなく後肢からも風切羽状の羽毛が見つかり、後肢も翼として機能していたと考えられている (Zheng et al. 2013; Xu et al. 2014)。これに対して、より新しい系統に属するジェホルニス類などでは後肢の翼は見つかっていない (Zhou & Zhang 2003; Xu et al. 2014)。初期の原鳥類の前肢の翼は比較的短く面積が狭かったため、飛行に必要な十分な揚力を得るため4枚の翼を使用していたのかもしれない。その後、前肢の翼がより飛行に適応することで後肢による揚力の発生が不要になり、現生鳥類のように前肢の翼のみでの飛行が獲得されたものと考えられる。

翼竜やコウモリ類、ムササビ類、トビトカゲ類、トビウオ類など、鳥類の系統以外の飛行を行う脊椎動物は、飛行器官として皮膜を用いている。これに対して、鳥類の系統では羽毛が飛行のための器官として用いられている。羽毛はタンパク質の一種ケラチンで形成されているため軽量かつ丈夫な組織となっており、また換羽により傷んだ羽毛を取り替えることができる。翼は多数の羽毛で形成されているため、重ね合わせの変化により容易に翼面積を調整することが可能である。また、翼を打ち下ろす時には風切羽が密着して平面的になり推進力が得られるが、翼を持ち上げる時には風切羽の間に隙間が生じて空気抵抗を減らすことができる (對比地 2014)。これらの点で、羽毛で構成された翼は皮膜より有利な飛行器官であると考えられ、現生鳥類が飛翔性動物として繁栄している要因の一つと考えられる。なお、原鳥類のイー・チー *Yi qi* は皮膜で飛行した可能性があると考えられているが (Xu et al. 2015)、この仲間以外には鳥類に近縁な系統で皮膜を進化させた種は見つからない。

6) 竜骨突起の発達した胸骨

竜骨突起は胸骨の正中から前方に突出した板状の骨で、現生鳥類に特徴的な構造である。竜骨突起は主要な飛翔筋である大胸筋および烏口上筋の主要な付着部として飛翔性鳥類の重要な要素となっている (Feduccia 1999; Gill 2007)。飛翔性鳥類では胸筋が体重の30%前後を占めることもあり、それに対応した大きな付着部が必要となっている。この重い筋肉が胸骨の外側に張り出して付着することは、飛翔中の重心を下げる効果もある (Gill 2007)。また、無飛翔性鳥類では竜骨突起が縮小傾向にあることが知られており、ダチョウやエミュー *Dromaius novaehollandiae* などでは完全に消失している (Feduccia 1999; Gill 2007)。このことから、竜骨突起は飛行と強く関係する部位と考えられている。なお、無飛翔性のペンギンで大きな竜骨突起が維持されているのは、翼を使った羽ばたき潜水を行うためと考えられる。

初期の原鳥類や鳥群であるミクロラプトルやシソチョウは飛行が可能であったと考えられているものの、骨化した胸骨は発達していない (Alonso et al. 2004; Zheng et al. 2012)。より系統的に現生鳥類に近いジェホルニス類やコンフキウソルニス類は胸骨を持つものの竜骨突起は発達しておらず、さらに現生鳥類に近い系統である鳥胸類において竜骨突起が獲得されている (Zheng et al. 2012; Brusatte et al. 2015)。鳥類の飛行能力の発達は飛翔筋の増大をもたらし、これを支えるための付着部として胸骨と竜骨突起が発達したのと考えられる。

なお、非鳥類型恐竜でも胸骨が見つかることから、ミクロラプトルやシソチョウは二次的に骨化した胸骨を喪失したのと考えられる (Zheng et al. 2012)。また、無飛翔性の獣脚類であるモノニクス *Mononychus olecranus* でも胸骨に竜骨突起が見つかる (Perle et al. 1993)。この種は鳥類に連なる系統ではないが、1本爪の短い前肢を使いアリ塚を壊して採食していた可能性が考えられている (Senter 2005)。竜骨突起は胸筋を支える構造であるため、前肢に大きな負荷のかかる特異な行動により鳥類とは独立して竜骨突起が発達した可能性が述べられている (Senter 2005)。

7) 尾端骨と尾羽で形成された尾

シソチョウを始めとした初期の鳥群は約20個の尾椎と筋で形成された長い尾を持つが、現生鳥類

は短い尾端骨を基部とした尾羽で形成された尾を持っている (Rashid et al. 2014). 尾端骨は複数の尾椎が癒合した骨で、脊柱の末端をなしている。鳥群は現生鳥類に近い系統になるにつれて尾椎の数が減少し、尾端骨は原生鳥類に近いグループの尾端骨類 Pygostylia において獲得されている (Pittman et al. 2013).

二足歩行を行う非鳥類型恐竜にとって、長く重量のある尾は頭部とのバランスをとるためのカウンターウェイトとしての機能や、大腿部から連なる走行に必要な筋を付着させる部位としての機能を持っていたと考えられる (Stephen et al. 1996; Pittman et al. 2013). 初期の原鳥類では長い尾の両側に風切羽のような正羽がならび、前肢と後肢に次ぐ5枚目の翼として機能していた可能性がある (Stephen et al. 1996; Xu et al. 2014). これらの尾は可動域が狭く柔軟ではなかったため、形状の安定した翼としての役割を果たしやすかった (Gatesy & Dial 1996). 前肢の飛行への適応が未熟であった初期の原鳥類などでは、尾も揚力を得るために機能していたのかもしれない。前肢の飛行機能が高まることで、尾の役割は後肢の翼と共に減少し、尾羽として軽量化されたものと考えられる。

一方で、尾が短くなり尾端骨が形成されることで、鳥類は尾羽を扇状に開くことが可能となった (Pittman et al. 2013). 尾羽の開閉は、翼のように揚力や推進力を得るのではなく、飛行時の速度や姿勢の制御に貢献している (Gatesy & Dial 1996). 現生鳥類ではアマツバメ類のように尾羽が非常に短い種も少なくなく、飛行に必須の構造ではなくなっている。また、尾羽の開閉はディスプレイの道具としても使用されている (Gatesy & Dial 1996; Rashid et al. 2014).

8) 歯のない嘴

鳥類の嘴は、採食、巣作り、羽繕い、木登りの支持 (インコ科、ミズナギドリ科など)、音声コミュニケーション (コウノトリ科、アホウドリ科など)、ディスプレイ (エトピリカ *Fratercula cirrhata*, カモメ類など)、道具の使用や作製 (カレドニアガラス *Corvus moneduloides*, キツツキフィンチ *Camarhynchus pallidus* 等) 等の多様な機能を果たしている (Campbell & Lack 1985; Gill 2007). その中でも特に嘴は採食行動に応じて適応的に形態が進化しており (c.f. Grant & Grant 2008), 鳥類の体の中でも最も形態の多様性の高い部位と言ってもよい。

初期の鳥類には嘴はなく、後期ジュラ紀のシソチウや前期白亜紀のプロトプテリクス *Protopteryx fengningensis* などは他の主な獣脚類と同じく歯のある口を持っていた (Zhang & Zhou 2000). 前期白亜紀のジェホロルニス類では歯が著しく小型化しており (Zhou & Zhang 2003; O'Connor et al. 2012), またこれらの種より系統的に新しいコンフキウソルニスは歯のない嘴を持っていた (Martin et al. 1998). これらの種は、現生鳥類が属する真鳥類とは異なるクレードに属している。一方、Meredith et al. (2004) は化石記録と現生鳥類のゲノム分析から、現生鳥類の祖先是約1億1600万年前にエナメル質の歯を失い、角質の嘴を得たと推定している。また、現生鳥類と共に真鳥類に含まれ白亜紀末まで存続していたヘスペロルニス類やイクチオルニス類は嘴に歯が維持されていた (Gregory 1952; Meredith et al. 2004). これらの鳥は魚食性であったため、捕食時に獲物を確保するため歯の機能が必要だったと考えられる (Gregory 1952). 以上のことから、鳥類は白亜紀に角質の嘴を獲得したが、系統によっては歯が維持されていたと考えられる。

嘴を持つことの利点として、体重の軽量化が挙げられることがある。歯のない鳥類は頭部での咀嚼を行わないため、歯に加えて咀嚼のための筋量も抑えられ、頭部の軽量化が進むと考えることができる。飛翔性鳥類にとって軽量化は確かに重要だが、一方で鳥類では咀嚼の機能を補う大きな筋胃が発達しているため、体全体での軽量化にはつながらないかもしれない。しかし、同じ体重であっても体の中心に体重が集中していれば、回転慣性が抑えられるため機動性が上昇すると考えられる。特に障害物の多い森林内ではこの点は有利であり、嘴の進化の要因の1つになった可能性があると考えられる。

現生鳥類の前肢は飛行に特化した翼として機能し、手としての機能は失われているため、巣作りや羽繕いなどに必要な対象物を取り扱う機能は嘴が果たしている (Campbell & Lack 1985). 固い角質で覆われた嘴は、ピンセットのように先端で小さなものをしっかりと把握することが可能であり (Bhullar et al. 2015), 嘴になっていない口よりも物の取扱に向いていると考えられる。以上のことから、前肢が翼になったことが、手の機能を補完する器官として嘴を進化させた可能性がある。ただし、非鳥類型恐竜で翼になっていない前肢を持つエルリコサウルス *Erlikosaurus andrewsi* やカウ

ディプテリクス *Caudipteryx* なども角質の嘴を持っていたことが知られている (Louchart & Viriot 2011; Lautenschlager et al. 2013). これらの恐竜の嘴は鳥類とは独立して獲得されたものだが、角質で覆われた嘴は頭蓋の一部を外側から覆うことで構造を安定させ、採食時の咀嚼効率を向上させると考えられる (Lautenschlager et al. 2013). 鳥類の嘴にも同様の機能があるのかもしれない。

現生鳥類の祖先は進化の初期の段階である約 8000 万年前頃に爆発的に嘴を多様化させたと考えられている (Cooney et al. 2017). 嘴の多様性のおかげで鳥はさまざまな環境に適応して進化し、種分化を生じさせたと考えられる (Campbell & Lack 1985; Bhullar et al. 2015). 嘴の形態は食物と採食方法に合わせて適応的に進化していると考えられるが (Campbell & Lack 1985), これは鳥類の飛翔能力と関係があるかもしれない。空を飛べる鳥類は無飛翔性の祖先に比べて各個体が広い行動圏を利用することが可能になったはずである。行動圏が狭ければ、潜在的に利用可能な食物量が少ないため、特定の食物に対するスペシャリストには進化しにくいと考えられる。しかし、高い移動能力を持っていれば、短時間で特定の食物を獲得できる範囲が広がるため、相対的にスペシャリストに進化しやすくなるだろう。また、渡りをすれば季節的な資源の枯渇にも対応することが可能である。現生鳥類では、花蜜食に特化した嘴を持つハチドリ科や、干潟の泥中の小動物食に特化した嘴を持つシギ科など、それぞれの食性に特化した特殊な嘴を持つ種が多数見られる (Campbell & Lack 1985). このような偏った食性と形質が維持できるのは飛行による高い移動能力によると考えられる。

鳥類学と恐竜学の協働の時代

鳥類学と恐竜学はもともと異なる分野として発展してきた。しかし、鳥類と恐竜の系統関係が明らかになったことと、これに基づく最近の研究動向を考えると、両者の間に明確な境界線を引くことにはあまり意味が無いと言える。双方の研究の発展のためには、互いにコミュニケーションを密にして相乗効果を高めることが望ましい。以下、恐竜学の発展が鳥類学に何をもたらすか、そして鳥類学が恐竜学にいかに関与できるか、今後の展望について述べる。

1) 恐竜学の発展による鳥類の理解の深化

前述のように、現生鳥類に見られる顕著な特徴

のうち 1) 二足歩行、2) 気嚢、3) 叉骨、4) 羽毛、5) 翼については、非鳥類型恐竜が飛行と関係なく獲得した形質である。現生鳥類においては、これらの特徴は全て飛行と密接に関係する形質であるため、ともすれば飛行とともに獲得されたという誤解を招きかねない。たとえば、恐竜から鳥類が進化したことが示される以前は、羽毛は飛行のために進化した形質と考えられることがしばしばあった (Bock 2000). しかし、非鳥類型恐竜からの進化の経路を理解することにより、現生鳥類が持つこれらの飛行に不可欠な特徴は前適応として獲得されたものであることが理解できる。

飛行性の進化に利する非鳥類型恐竜の特徴は、これらの形質だけではない。鳥類の祖先となる獣脚類では、漸進的な体サイズの小型化が生じていた (Lee et al. 2004; Turner et al. 2007b). 約 2 億年前に生息していたメガロサウルス類と鳥類の共通祖先の体重は 100 kg 以上と推定されているが、より鳥類に近縁な基盤的なコエルロサウルス類では 30 kg 以下、その後に出現した基盤的なマニラトル類では 10 kg 以下、現生鳥類にさらに近い基盤的な原鳥類では約 3 kg 以下に小型化していたと推定されており、初期の鳥群は 1 kg 以下の祖先から進化したと考えられている (Lee et al. 2014). 揚力の基礎となる翼面積が体長の自乗で増加するのに対し、体重は三乗で増加するため、一般に体サイズが小さい方が相対的に重力の影響が少なく飛行を進化させやすいと考えられる。祖先の系統で体サイズの小型化が生じていたことも、飛行が進化する要因の 1 つとなっていたはずである。

以上のことから、二足歩行の獣脚類の中で小型化が進み、気嚢や羽毛、叉骨や翼が発達したことで、飛行に利する形質が事前に獲得されていたため、鳥類は飛行という特異な行動を進化させられたものと考えられる。

一方で、6) 竜骨突起の発達した胸骨、7) 尾端骨と尾羽で形成された尾、8) 歯のない嘴などの特徴は、非鳥類型恐竜の中から飛翔性の鳥類が進化してきてから獲得された形質と考えることができる。鳥類の進化の過程ではこれらの他にも、木の枝の把握に適した三前趾足や、軽量化に利する骨の含気化の発達、前趾の骨の伸長、肩関節の可動域の増大、恥骨の後方への移動、骨盤の癒合などの進化が生じている (Xu et al. 2014). これらは、飛行への適応を強化することで獲得された形質と考えられる。

非鳥類型恐竜から鳥類への進化に関する研究成

果は、主に近年の古生物学の発展により得られてきたものである。現生鳥類を対象とする研究者はこれらの成果を鳥類学に取り入れることにより、現生鳥類の鳥類らしさがいかにして獲得されたのかをより深く理解することができるだろう。

2) 恐竜学における鳥類学的知見の活用

恐竜研究の世界では、研究対象が遠い過去に絶滅しているため、その生態や行動、化石として残りにくい軟組織に関する証拠を得ることが容易でないという制約がある。しかし、鳥類が恐竜の一系統であると裏付けられたことにより、現生鳥類を対象とした研究の成果を絶滅した恐竜に適用することが可能となった。

皮膚の色をはじめ軟組織は化石としては残りにくいため、絶滅した恐竜の外見の復元は非常に難しく、多くの復元図は推定に頼らざるを得ない(e.g. 小林ら 2008)。しかし、近年は現生鳥類の色素の形態に基づく顕微鏡学的研究により、羽毛恐竜の外見の復元が可能になってきた。これは羽毛恐竜の羽毛から化石化したメラノソームの構造や配列を電子顕微鏡で特定し、現生鳥類の羽毛の色素と比較することにより、体色を推定するものである(Zhang et al. 2010)。この方法で最初に羽毛の色が特定されたのはシノサウロプテリクスで、尾に赤茶色の縞模様があることが発見されている(Zhang et al. 2010)。また、アンキオルニス・ハックスレイでは全身の羽毛の配色が特定され、灰色の体に赤褐色の冠羽、翼に白い模様を持つことが明らかになっている(Li et al. 2010)。

非鳥類型恐竜の繁殖行動に関する研究では、現生鳥類の卵殻の気孔の密度と巣の構造との関係を明らかにすることで、非鳥類型恐竜の抱卵行動や巣の構造を推定している(Tanaka et al. 2015)。ティラノサウルスなどの非鳥類型恐竜では骨髓骨が雌個体の判別に役立つことが示唆されているが、これは産卵前後の鳥類の雌にのみ髓腔に骨髓骨が形成されることに基づくものである(Dacke et al. 1993; Schweitzer et al. 2005, 2016)。また先に述べた通り、非鳥類型恐竜における気嚢の存在は、鳥類の骨学的研究に基づいて明らかにされている(O'Connor & Claessens 2005)。このように恐竜の研究を進めていく上では、現生鳥類から得られる知見は欠かすことのできない要素となっている。そして、恐竜研究のために得られた鳥類に関する知見は、もちろん現生鳥類を理解するための新たな情報として鳥類学にも還元されることになる。

恐竜研究の近年の発展は非常に目覚ましく、世界各地で毎年新たな化石が得られ、また新たな分析による新たな知見が蓄積されている。一方でこのような発見や解析結果によって、過去の仮説が大きく覆されることも珍しくない。たとえば、恐竜は獣脚類と竜盤類が単系統群となり鳥盤類がその姉妹群となると考えられてきているが、形態解析に基づく最近の研究では、獣脚類と鳥盤類が単系統群をなし竜盤類がその姉妹群となる可能性も示されており、再検討の必要が問われている(Baron et al. 2017)。恐竜研究における情報の更新の速さを考えると、鳥類学者も常にその動向を注視し、最新の知見を取り入れていかななくてはならない。

本総説は日本鳥学会 2016 年度大会シンポジウム「恐竜学者の鳥のはなしと鳥類学者の恐竜のはなし」での発表に基づいて執筆したものである。シンポジウムでの発表にあたっては、小林快次氏と田中康平氏と議論を行うことで恐竜から鳥類への進化についての理解を深めることができた。また、青塚圭一氏と田中公教氏とは古鳥類と現生鳥類の関係についての意見交換を行い、本稿の基礎の一部となった。本稿の執筆にあたっては、河部壮一郎氏、森本 元氏、匿名の査読者から有益なコメントをいただいた。ここでお礼を申し上げたい。

摘 要

鳥類の起源を巡る論争は、シソチヨウ *Archaeopteryx* の発見以来長期にわたって続けられてきている。鳥類は現生動物ではワニ目に最も近縁であることは古くから認められてきていたが、その直接の祖先としては翼竜類やワニ目、槽齒類、鳥盤類恐竜、獣脚類恐竜など様々な分類群が提案されてきている。獣脚類恐竜は又骨、掌骨や肩、後肢の骨学的特徴、気嚢など鳥と多くの特徴を共有しており、鳥類に最も近縁と考えられてきている。最近では羽毛恐竜の発見や化石に含まれるアミノ酸配列の分子生物学的な系統解析の結果、発生学的に証明された指骨の相同性、などの証拠もそろい、鳥類の起源は獣脚類のコエルロサウルス類のマニラプトル類に起源を持つと考えることについて一定の合意に至っている。一般に恐竜は白亜紀末に絶滅したと言われてきているが、鳥類は系統学的には恐竜の一部であり、古生物学の世界では恐竜は絶滅していないという考え方が主流となってきている。このため最近では、鳥類は鳥類型恐竜、鳥類以外の従来の恐竜は非鳥類型恐竜と呼ばれる。

羽毛恐竜の発見は、最近の古生物学の中でも特に注目されている話題の一つである。マニラプトル類を含むコエルロサウルス類では、正羽を持つ無飛翔性羽毛恐竜が多数発見されており、鳥類との系統関係を補強する証拠の一つとなっている。また、フィラメント状の原羽毛は鳥類の直接の祖先とは異なる系統の鳥盤類恐竜からも見つかり、最近では多くの恐竜が羽毛を持っていた可能性が指摘されている。また、オルニトミモサウルス類のオルニトミムス *Ornithomimus edmontonicus* は無飛翔性だが翼を持っていたことが示されている。二足歩行、気嚢、叉骨、羽毛、翼などは飛行と強い関係のある現生鳥類の特徴だが、これらは祖先的な無飛翔性の恐竜が飛翔と無関係に獲得していた前適応的な形質であると言える。これに対して、竜骨突起が発達した胸骨や尾端骨で形成された尾、歯のない嘴などは、鳥類が飛翔性とともに獲得してきた特徴である。

鳥類と恐竜の関係が明らかになることで、現生鳥類の研究から得られた成果が恐竜研究に活用され、また恐竜研究による成果が現生鳥類の理解に貢献してきた。今後、鳥類学と恐竜学が協働することにより、両者の研究がさらに発展することが期待される。

引用文献

- Allentoft ME, Collins M, Harker D, Haile J, Oskam CL, Hale ML, Campos PF, Samaniego JA, Gilbert MTP, Willerslev E, Zhang G, Scofield RP, Holdaway RN & Bunce M (2012) The half-life of DNA in bone: Measuring decay kinetics in 158 dated fossils. *P Roy Soc B-Biol Sci* 279: 4224–4733.
- Alonso PD, Milner AC, Ketcham RA, Cookson MJ & Rowe TB (2004) The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*. *Nature* 430: 666–669.
- Amiot R, Wang X, Zhou Z, Wang X, Buffetaut E, Lécuyer C, Ding Z, Fluteau F, Hibino T, Kusuhashi N, Mo J, Suteethorn V, Wang Y, Xu X & Zhang F (2011) Oxygen isotopes of East Asian dinosaurs reveal exceptionally cold Early Cretaceous climates. *PNAS* 108: 5179–5183.
- An CC, Li Y, Zhu YX, Shen X, Zhang Y, You L, Liang X, Li X, Wu S, Wu P, Gu H, Zhou Z & Chen Z (1995) Molecular cloning and sequencing of the 18S rDNA from specialized dinosaur egg fossil found in Xixia Henan, China. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis* 31: 140–147.
- Asara JM, Schweitzer MH, Freemark LM, Phillips M & Cantley LC (2007) Protein sequences from mastodon and *Tyrannosaurus rex* revealed by mass spectrometry. *Science* 316: 280–285.
- Bakker RT (1972) Anatomical and ecological evidence of endothermy in dinosaurs. *Nature* 238: 81–85.
- Bakker RT & Galton PM (1974) Dinosaur monophyly and a new class of vertebrates. *Nature* 248: 168–172.
- Baron MG, Norman DB & Barrett PM (2017) A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature* 543: 501–506.
- Baur JG (1883) Der tarsus der vogel und dinosaurier. *Monographisches Jhrbuch* 8: 417–456.
- Bell PR, Campione NE, Persons WS, Currie PJ, Larson PL, Tanke DH & Bakker RT (2017) Tyrannosauroid integument reveals conflicting patterns of gigantism and feather evolution. *Biol Lett* 13: 20170092.
- Bhullar BAS, Morris ZS, Sefton EM, Tok A, Tokita M, Namkoong B, Camacho J, Burnham DA & Abzhanov A (2015) A molecular mechanism for the origin of a key evolutionary innovation, the bird beak and palate, revealed by an integrative approach to major transitions in vertebrate history. *Evolution* 69: 1665–1677.
- Bishop MJ & Friday AE (1988) Estimating the inter-relationships of tetrapod groups on the basis of molecular sequence data. In: Benton MJ (ed) *The phylogeny and classification of the tetrapod. Vol 1. Amphibians, Reptiles, Birds*: 33–58. Clarendon Press, Oxford.
- Bock WJ (1969) The origin and radiation of birds. *Ann NY Acad Sci* 167: 147–155.
- Bock WJ (2000) Explanatory history of the origin of feathers. *Am Zool* 40: 478–485.
- Brusatte SL, Lloyd GT, Wang SC & Norell MA (2014) Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Curr Biol* 24: 2386–2392.
- Brusatte SL, O'Connor JK & Jarvis ED (2015) . The origin and diversification of birds. *Curr Biol* 25: R888–R898.
- Bryant HN & Russell AP (1993) The occurrence of clavicles within Dinosauria: Implications for the homology of the avian furcula and the utility of negative evidence. *J Verte Paleontol* 13: 171–184.
- Burke AC & Feduccia A (1997) Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Science* 278: 666–668.
- Campbell B & Lack E (1985) *A Dictionary of Birds*. T & AD Poyser, London.
- Carrier DR, Walter RM & Lee DV (2001) Influence of rotational inertia on turning performance of theropod dinosaurs: clues from humans with increased rotational inertia. *J Exp Biol* 204: 3917–3926.
- Chen P, Dong Z & Zhen S (1998) An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. *Nature* 391: 147–152.
- Chiappe & Dyke (2006) The early evolutionary history of birds. *J Paleontol Soc Korea* 22: 133–151.
- Chure DJ & Madsen JH Jr (1996) On the presence of furculae in some non-maniraptoran theropods. *J Verte Paleontol* 16: 573–577.
- Cooney CR, Bright JA, Capp EJ, Chira AM, Hughes EC, Moody CJ, Nouri LO, Varley ZK & Thomas GH (2017) Mega-evolutionary dynamics of the adaptive radiation of birds. *Nature* 542: 344–347.

- Dacke CG, Arkle S, Cook DJ, Wormstone IM, Jones S, Zaidi M & Bascal ZA (1993) Medullary bone and avian calcium regulation. *J Exp Biol* 184: 63–88.
- Dames W (1884) Ueber Archaeopteryx. *Geologische und palaeontologische Abhandlungen* 2 Bd Heft 3: 119–196.
- Darwin CR (1866) *On the origin of species 4th ed.* John Murray, London.
- Dial KP (2003) Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* 299: 402–404.
- Dodson P (2000) Origin of birds: The final solution? *Am Zool* 40: 505–512.
- Dollo L (1882) Premiere note sur les dinosauriens de Bernisart. *Bull Mus Roy Hist Natur Belgique* 1: 161–180.
- Farmer CG (2006) On the origin of avian air sacs. *Resp Phys Neurobiol* 154: 89–106.
- Feduccia A (1999) *The origin and evolution of birds second ed.* Yale Univ Press, New Haven, Connecticut.
- Feduccia A (2002) Birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem. *Auk* 119: 1187–1201.
- Feduccia A & Martin LD (1998) Theropod-bird link reconsidered. *Nature* 391: 754–755.
- Feduccia A & Nowicki J (2002) The hand of birds revealed by early ostrich embryos. *Naturwissenschaften* 89: 391–393.
- Feduccia A, Lingham-Soliar T & Hinchliffe JR (2005) Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence. *J Morphol* 266: 125–166.
- Forster CA, Sampson SD, Chiappe LM & Krause DW (1998) The theropodan ancestry of birds: New evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science* 279: 1915–1919.
- Fowler DW, Freedman EA, Scannella JB & Kambic RE (2011) The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in Birds. *PLoS ONE* 6: e28964.
- Galton PM (1970) Ornithischian dinosaurs and the origin of birds. *Evolution* 24: 448–462.
- Gardiner BG (1982) Tetrapod classification. *Zool J Linnean Soc* 74: 207–232.
- Gatesy SM & Dial KP (1996) From frond to fan: *Archaeopteryx* and the evolution of short-tailed birds. *Evolution* 50: 2037–2048.
- Gauthier J (1986) Saurischian monophyly and the origin of birds. *Mem Calif Acad Sci* 8: 1–55.
- Gauthier J & Padian K (1985) Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In: Hecht MK, Ostrom JH, Viohl G & Wellnhofer P (eds) *The beginning of birds*: 185–197. Jura Museum, Eichstätt.
- Gauthier J & de Queiroz K (2001) Feathered dinosaurs, flying dinosaurs, crown dinosaurs, and the name Aves. In: Gauthier J & Gall L (eds) *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*: 7–41. Yale Univ Press, New Haven.
- Gill FB (2007) *Ornithology 3rd Edition*. WH Freeman, New York.
- Godefroit P, Sinitsa SM, Dhouailly D, Bolotsky YL, Sizov AV, McNamara ME, Benton MJ & Spagna P (2014) A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales. *Science* 345: 451–455.
- Grant PR & Grant BR (2008) *How and why species multiply: The radiation of Darwin's finches*. Princeton Univ Press, Princeton.
- Gregory JT (1952) The jaws of the Cretaceous toothed birds, *Ichthyornis* and *Hesperornis*. *Condor* 54: 73–88.
- Hand SJ, Weisbecker V, Beck RMD, Archer M, Godthelp H, Tennyson AJD & Worthy TH (2009) Bats that walk: A new evolutionary hypothesis for the terrestrial behaviour of New Zealand's endemic mystacinids. *BMC Evolutionary Biol* 9: 1–13.
- Hecht MK (1976) Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record. *Evolutionary Biol* 9: 335–363.
- Hedges SB (1994) Molecular evidence for the origin of birds. *Proc Natl Acad Sci USA* 91: 2621–2624.
- Heers AM & Dial KP (2012) From extant to extinct: Locomotor ontogeny and the evolution of avian flight. *Trends Ecol Evol* 27: 296–305.
- Heilman G (1926) *The origin of birds*. HF & G Wetherby, London.
- Holtz TR Jr (1994) The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *J Paleontol* 68: 1100–1117.
- Holtz TR Jr (2007) *Dinosaurs: The Most Complete, Up-to-Date Encyclopedia for Dinosaur Lovers of All Ages*. Random House, New York.
- Hou L, Zhou Z, Gu Y & Zhang H (1995) *Confuciusornis sanctus*, a new Late Jurassic sauririne bird from China. *Chinese Sci Bull* 40: 1545–1551.
- Huxley TH (1867) On the classification of birds: and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proc Zool Soc Lond* 1867: 415–472.
- Huxley TH (1868) On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles. *Ann Mag Nat Hist* 4th 2: 66–75.
- Huxley TH (1870) Further evidence of the affinity between the dinosaurian reptiles and birds. *Quart J Geol Soc London* 26: 12–31.
- Iwabe N, Hara Y, Kumazawa Y, Shibamoto K, Saito Y, Miyata T & Katoh K (2005) Sister group relationship of turtles to the bird-crocodilian clade revealed by nuclear DNA-coded proteins. *Mol Biol Evol* 22: 810–813.
- Jenkins FA Jr, Dial KP, Goslow GE Jr (1988) A cineradiographic analysis of bird flight: the wishbone in starlings is a spring. *Science* 241: 1495–1498.
- Ji Q & Ji S (1996) On discovery of the earliest bird fossil in China (*Sinosauropteryx* gen. nov.) and the origin of birds. *Chin Geol* 10: 30–33.
- Ji Q, Currie PJ, Norell MA & Ji S (1998) Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* 393: 753–761.
- 小林快次・平山 廉・真鍋 真 (2008) 恐竜の復元. 学習研究社, 東京.
- Kumazawa Y & Nishida M (1999) Complete mitochondrial

- DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink: Statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Mol Biol Evol* 16: 784–792.
- Lautenschlager S, Witmer LM, Altangerel P & Rayfield EJ (2013) Edentulism, beaks, and biomechanical innovations in the evolution of theropod dinosaurs. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 20657–20662.
- Lee MSY, Cau A, Naish D & Dyke GJ (2014) Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science* 345: 562–566.
- Li Q, Gao KQ, Vinther J, Shawkey MD, Clarke JA, d'Alba L, Meng Q, Briggs DEG & Prum RO (2010) Plumage color patterns of an extinct dinosaur. *Science* 327: 1369–1372.
- Li Y, An C, Zhu Y, Zhang Y, Liu Y, Qu L, You L, Liang X, Li X, Qu L, Zhou Z & Chen Z (1995) DNA isolation and sequence analysis of dinosaur DNA from Cretaceous dinosaur egg in Xixia Henan, China. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis* 31: 148–152.
- Louchart A & Viriot L (2011) From snout to beak: The loss of teeth in birds. *TREE* 26: 663–673.
- Makovicky P & Currie PJ (1998) The presence of a furcula in tyrannosaurid theropods, and its phylogenetic and functional implications. *J Vert Paleontol* 18: 143–149.
- Marsh OC (1877) Introduction and succession of vertebrate life in North America. *Am J Sci* 14: 337–378.
- Martin LD, Stewart JD & Whetstone KN (1980) The origin of birds: Structure of the tarsus and teeth. *Auk* 97: 86–93.
- Martin LD, Zhou Z, Hou L & Feduccia A (1998) *Confuciusornis sanctus* compared to *Archaeopteryx lithographica*. *Naturwissenschaften* 85: 286–289.
- Mayr G, Peters DS, Plodowski G & Vogel O (2002) Bristle-like integumentary structures at the tail of the horned dinosaur *Psittacosaurus*. *Naturwissenschaften* 89: 361–365.
- Mazzetta GV, Christiansen P & Fariña RA (2004) Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Hist Biol* 16: 71–83.
- McGowan C (1989) Feather structure in flightless birds and its bearing on the question of the origin of feathers. *J Zool* 218: 537–547.
- McGowan C (2004) Introduction: the world of birds. In: Podulka S, Rohrbaugh Jr. RW & Bonney R (eds) *Handbook of bird biology*: 1.1–1.114. Princeton Univ Press, Princeton.
- Meredith RW, Zhang G, Gilbert MTP, Jarvis ED & Springer MS (2014) Evidence for a single loss of mineralized teeth in the common avian ancestor. *Science* 346: 1254390.
- Meyer H von (1861a) Vögel-Federn und Palpipes pricus von Solnhofen. *Neues Jahrb Min Geol Paläontol* 1861: 561.
- Meyer H von (1861b) *Archaeopteryx lithographica* (Vogel-Feder) und *Pterodactylus* von Solnhofen. *Neues Jahrb Min Geol Paläontol* 1861: 678–679.
- 森岡弘之 (1984) 鳥類の起源と適応放散. 森岡弘之・仲村登流・樋口広芳 (編) 現代の鳥類学: 2–21. 朝倉書店, 東京.
- Nesbitt SJ, Barrett PM, Werning S, Sidor CA & Charig AJ (2013) The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biol Lett* 9: 20120949.
- Nesbitt SJ, Smith ND, Irmis RB, Turner AH, Downs A & Norell MA (2009) A complete skeleton of a Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs. *Science* 326: 1530–1533.
- O'Connor JK, Sun C, Xu X, Wang X & Zhou Z (2012) A new species of *Jeholornis* with complete caudal integument. *Hist Biol* 24: 29–41.
- O'Connor PM & Claessens LPAM (2005) Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs. *Nature* 436: 253–256.
- Organ CL, Schweitzer MH, Zheng W, Freemark LM, Cantley LC & Asara JM (2008) Molecular phylogenetics of mastodon and *Tyrannosaurus rex*. *Science* 320: 499.
- Ostrom JH (1969) Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. *Peabody Mus Nat Hist Bull* 30: 1–165.
- Ostrom JH (1973) The ancestry of birds. *Nature* 242: 136.
- Ostrom JH (1974) *Archaeopteryx* and the origin of flight. *Quart Rev Biol* 49: 27–47.
- Ostrom JH (1975) The origin of birds. *Ann Rev Earth Planet Sci* 3: 55–77.
- Owen R (1863) On the *Archaeopteryx* of von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species from the lithographic stone of Solnhofen. *Phil Trans Roy Soc London* 153: 33–47.
- Padian K (1982) Macroevolution and the origin of major adaptations: Vertebrate flight as a paradigm for the analysis of patterns. *Proc Third N Amer Paleont Conv* 2: 387–392.
- Padian K (2003) Pterosaur stance and gait and the interpretation of trackways. *Ichnos* 10: 115–126.
- Padian K & Chiappe LM (1997) Bird origins. In: Currie PJ & Padian K (eds) *Encyclopedia of Dinosaurs*: 41–96. Academic Press, San Diego.
- Padian K & Chiappe LM (1998) The origin and early evolution of birds. *Biol Rev* 73: 1–42.
- Parker W (1887) On the morphology of birds. *Proc Roy Soc* 42: 52–58.
- Perle A, Norell MA, Chiappe LM & Clark JM (1993) Correction: Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature* 363: 188.
- Persons WS & Currie PJ (2017) The functional origin of dinosaur bipedalism: Cumulative evidence from bipedally inclined reptiles and disinclined mammals. *J Theor Biol* 420: 1–7.
- Pittman M, Gatesy SM, Upchurch P, Goswami A & Hutchinson JR (2013) Shake a tail feather: the evolution of the theropod tail into a stiff aerodynamic surface. *PLoS ONE* 8: e63115.
- Pool R (1988) Wishbones on display. *Science* 241: 1430–1431.
- Prum RO (1999) Development and evolutionary origin of feathers. *J Exp Zool Part B* 285: 291–306.
- Prum RO & Brush AH (2002) The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quart Rev Biol* 77: 261–295.
- Rashid DJ, Chapman SC, Larsson HCE, Organ CL, Bebin AG, Merzdorf CS, Bradley R & Horner JR (2014) From

- dinosaurs to birds: a tail of evolution. *EvoDevo* 5: 1–20.
- Rinehart LF, Spencer LG & Adrian HP (2007) Furculae in the Late Triassic theropod dinosaur *Coelophysis bauri*. *Paläontologische Zeitschrift* 81: 174–180.
- Ruben JA, Jones TD, Geist NR & Hillenius WJ (1997) Lung structure and ventilation in theropod dinosaurs and early birds. *Science* 278: 1267–1270.
- Ruben JA, Dal Sasso C, Geist NR, Hillenius WJ, Jones TD & Signore M (1999) Pulmonary function and metabolic physiology of theropod dinosaurs. *Science* 283: 514–516.
- Schulte P, Alegret L, Arenillas I, Arz JA, Barton PJ, Bown PR, Bralower TJ, Christeson GL, Claeys P, Cockell CS, Collins GS, Deutsch A, Goldin TJ, Goto K, Grajales-Nishimura JM, Grieve RA, Gulick SP, Johnson KR, Kiessling W, Koeberl C, Kring DA, MacLeod KG, Matsui T, Melosh J, Montanari A, Morgan JV, Neal CR, Nichols DJ, Norris RD, Pierazzo E, Ravizza G, Rebolledo-Vieyra M, Reimold WU, Robin E, Salge T, Speijer RP, Sweet AR, Urrutia-Fucugauchi J, Vajda V, Whalen MT & Willumsen PS (2010) The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Science* 327: 1214–1218.
- Schweitzer MH, Wittmeyer JL & Horner JR (2005) Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex*. *Science* 308: 1456–1460.
- Schweitzer MH, Zheng W, Zanno L, Werning S & Sugiyama T (2016) Chemistry supports the identification of gender-specific reproductive tissue in *Tyrannosaurus rex*. *Sci Rep* 6: 23099.
- Schweitzer MH, Watt JA, Avci R, Knapp L, Chiappe L, Norell MA & Marshall M (1999) Beta-Keratin specific immunological reactivity in feather-like structures of the Cretaceous Alvarezsaurid, *Shuvuuia deserti*. *J Exp Zool* 285: 146–157.
- Seeley HG (1881) Prof Carl Vogt on the *Archaeopteryx*. *Geol Mag*: 300–309.
- Seeley HG (1888) The classification of the Dinosauria. *Rep Br Assoc Adv Sci* 1887: 698–699.
- Seeley HG (1901) *Dragons of the Air*. D Appleton & Co, New York.
- Senter P (2005) Function in the stunted forelimbs of *Mononykus olecranus* (Theropoda), a dinosaurian anteater. *Paleobiol* 31: 373–381.
- Sereno PC (1998) A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 210: 41–83.
- Sereno PC, Martinez RN, Wilson JA, Varricchio DJ, Alcober OA & Larsson HCE (2008) Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina. *PLoS ONE* 3: e3303.
- Stephen MG & Kenneth PD (1996) Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution* 50: 331–340.
- Swisher C, Wang Y, Wang X, Xu X & Wang Y (1999) Cretaceous age for the feathered dinosaurs of Liaoning, China. *Nature* 400: 58–61.
- Tamura K, Nomura N, Seki R, Yonei-Tamura S & Yokoyama H (2011) Embryological evidence identifies wing digits in bird as digits 1, 2, and 3. *Science* 331: 753–757.
- Tanaka K, Zelenitsky DK & Therrien F (2015) Eggshell porosity provides insight on evolution of nesting in dinosaurs. *PLoS ONE* 10: e0142829.
- Thomas BT (1996) Family Opisthocomidae (Hoatzins). In: del Hoyo J, Jordi A & Christie S (eds) *Handbook of the Birds of the World Vol 3, Hoatzins to Auks*: 24–32. Lynx Edicions, Barcelona.
- Tschopp E & Mateus O (2013) Clavicles, interclavicles, gastralia, and sternal ribs in sauropod dinosaurs: new reports from Diplodocidae and their morphological, functional and evolutionary implications. *J Anat* 222: 321–340.
- 對比地孝亘 (2014) 鳥類の飛翔器官の進化. *遺産* 68: 400–405.
- Turner AH, Makovicky PJ & Norell MA (2007a) Feather quill knobs in the dinosaur *Velociraptor*. *Science* 317: 1721.
- Turner AH, Pol D, Clarke JA, Erickson GM & Norell MA (2007b) A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight. *Science* 317: 1378–1381.
- Tykoski RS, Forster CA, Rowe T, Sampson SD & Munyikwa D (2002) A furcula in the Coelophysid Theropod Syntarsis. *J Vert Paleontol* 22: 728–733.
- Wagner GP & Gauthier JA (1999) 1,2,3=2,3,4: a solution to the problem of the homology of the digits in the avian hand. *Proc Natl Acad Sci USA* 96: 5111–5116.
- Walker AD (1972) New light on the origin of birds and crocodiles. *Nature* 237: 257–263.
- Wang H, Yan Z & Jin D (1997) Reanalysis of published DNA sequence amplified from Cretaceous dinosaur egg fossil. *Biol Evol* 14: 589–591.
- Wang X, Zhou Z, Zhang F & Xu X (2002) A nearly completely articulated rhamphorhynchoid pterosaur with exceptionally well-preserved wing membranes and ‘hairs’ from Inner Mongolia, northeast China. *Chinese Sci Bull* 47: 226–230.
- Wang M, Zheng X, O’Connor JK, Lloyd GT, Wang X, Wang Y, Zhang X & Zhou Z (2015) The oldest record of ornithuromorpha from the early cretaceous of China. *Nat Commun* 6: 6987.
- Ward P (2006) *Out of thin air: Dinosaurs, birds, and earth’s ancient atmosphere*. National Academies Press, Washington DC.
- Wedel MJ (2006) Origin of postcranial skeletal pneumaticity in dinosaurs. *Integr Zool* 1: 80–85.
- Williston SW (1879) Are birds derived from dinosaurs? *Kansas City Rev Sci* 3: 457–460.
- Xu X & Guo Y (2009) The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. *Vertebrata Palasiatica* 47: 311–329.
- Xu X & Zhang F (2005) A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften* 92: 173–177.
- Xu X, Ma QY & Hu DY (2010a) Pre-*Archaeopteryx* coelurosaurian dinosaurs and their implications for understanding avian origins. *Chinese Sci Bull* 55: 3971–3977.

- Xu X, Zheng X & You H (2010b) Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. *Nature* 464: 1338–1341.
- Xu X, You H, Du K & Han F (2011) An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature* 475: 465–470.
- Xu X, Norell MA, Kuang X, Wang X, Zhao Q & Jia C (2004) Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* 431: 680–684.
- Xu X, Zhou Z, Wang X, Kuang X, Zhang F & Du X (2003) Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421: 335–340.
- Xu X, Zhou Z, Dudley R, Mackem S, Chuong CM, Erickson GM & Varricchio DJ (2014) An integrative approach to understanding bird origins. *Science* 346: 1253293.
- Xu X, Wang K, Zhang K, Ma Q, Xing L, Sullivan C, Hu D, Cheng S & Wang S (2012) A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature* 484: 92–95.
- Xu X, Zhao Q, Norell MA, Sullivan C, Hone DWE, Erickson GM, Wang X-L, Han F-L & Guo Y (2009) A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Sci Bull* 54: 430–435.
- Xu X, Zheng X, Sullivan C, Wang X, Xing L, Wang Y, Zhang X, O'Connor JK, Zhang F & Pan Y (2015) A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. *Nature* 521: 70–73.
- Xu X, Clark JM, Mo J, Choiniere J, Forster CA, Erickson GM, Hone DWE, Sullivan C, Eberth DA, Nesbitt S, Zhao Q, Hernandez R, Jia CK, Han FL & Guo Y (2009) A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. *Nature* 459: 940–944.
- 山岸 哲・森岡弘之・樋口広芳 (2004) 鳥類学辞典. 昭和堂, 東京.
- Zelenitsky DK, Therrien F, Erickson GM, Debuhr CL, Kobayashi Y, Eberth DA & Hadfield F (2012) Feathered non-avian dinosaurs from North America provide insight into wing origins. *Science* 338: 510–514.
- Zhang F & Zhou Z (2000) A primitive Enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science* 290: 1955–1959.
- Zhang F, Zhou Z, Xu X, Wang X, Sullivan C (2008) A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455: 1105–1108.
- Zhang F, Kearns SL, Orr PJ, Benton MJ, Zhou Z, Johnson D, Xu X & Wang X (2010) Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* 463: 1075–1078.
- Zheng X, Wang X, O'Connor J & Zhou Z (2012) Insight into the early evolution of the avian sternum from juvenile enantiornithines. *Nat Commun* 3: 1116–1120.
- Zheng X, You H, Xu X & Dong Z (2009) An Early Cretaceous heterodontosaurid dinosaur with filamentous integumentary structures. *Nature* 458: 333–336.
- Zheng X, Zhou Z, Wang X, Zhang F, Zhang X, Wang Y, Wei G, Wang S & Xu X (2013) Hind wings in basal birds and the evolution of leg feathers. *Science* 339: 1309–1312.
- Zhou Z (2004) The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften* 91: 455–471.
- Zhou Z & Zhang F (2001) Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chinese Sci Bull* 46: 1258–1264.
- Zhou Z & Zhang F (2003) *Jeholornis* compared to *Archaeopteryx*, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften* 90: 220–225.