資料 (Note)

# 

Life and skeletal reconstructions of a mosasaur *Phosphorosaurus* using a three-dimensional computer graphics (3D CG) software: a highly promising reconstruction technique for fossil vertebrates

新村龍也<sup>1</sup> 小西卓哉<sup>2</sup> Tatsuya Shinmura<sup>1</sup> and Takuya Konishi<sup>2</sup>

1 足寄動物化石博物館,北海道足寄郡足寄町郊南1丁目29

<sup>1</sup>Ashoro Museum of Paleontology, 29-1 Konan, Ashoro, Ashoro District, Hokkaido 089-3727, Japan (e-mail: shinmura@ ashoromuseum.com)

<sup>2</sup>Department of Biological Sciences, University of Cincinnati, PO Box 210006 Cincinnati, OH 45221-0006, USA (e-mail: konishta@ucmail.uc.edu)

Abstract. In 2015, the first halisaurine mosasaur fossil was reported from Japan and was named *Phosphorosaurus ponpetelegans*. The publication was accompanied by a computer graphic life restoration of the new mosasaur taxon. The mosasaurs depicted in this illustration were based on a 3D model made beforehand, and the 3D model itself was based in turn on multiple halisaurine specimens. For the cranium, we primarily used that of the exceptionally well preserved *P. ponpetelegans* holotype and several other halisaurine specimens, whereas for the postcranium that the holotype lacked the most of, we referred to the articulated halisaurine skeletons of *Eonatator coellensis* and *E. sternbergii*. As no soft tissue anatomy has been preserved in halisaurine specimens to date, we based the body scales and eyeball size of *P. ponpetelegans* on *Platecarpus*, a plioplatecarpine mosasaur, and all the other soft tissue anatomy on *Varanus*. Finally, the color pattern of extant coelacanths, which inhabit deep sea environs today, was chosen for the life restoration, based on the assumption that *P. ponpetelegans* was a nocturnal hunter. When making a life restoration of a fossil animal, it is ideal to build one based on a three-dimensionally preserved fossil specimen. Also, an ability to generate a life restoration in multiple aspects is highly beneficial when consulting specialists about the work in progress. In these respects, we encourage life restoration work for fossil animal taxa with a 3D-CG software, in addition to traditional restoration work grounded in two dimensional approach.

Key words: Life reconstruction, 3D CG, mosasaurs, *Phosphorosaurus* (2017年11月7日受付, Received 7 Nobember 2017)

# I はじめに

日本国内で初めてのハリサウルス亜科となる Phosphorosaurus ponpetelegans は、北海道むかわ 町穂別博物館のホロタイプ (HMG-1528)のみか ら知られている. 頭蓋や頸椎などを含む部位が産 出しており、各骨の変形は極めて少なく、よって 正確な生体復元が可能な数少ないモササウルス類 の標本でもある. 2015 年に P. ponpetelegans の論 文がオンライン出版された際に生体復元画が掲載 され、この動物の復元像が提供された (Konishi et al., 2016). 論文出版以降,イラストレーターやアーティス トによって描かれた Phosphorosaurus ponpetelegans の復元画が古生物の普及本にも使われ,一定の 普及を見せたものの(芳賀 2017;土屋 2017a, b),それらの復元画の中には論文に掲載した 3D CG(3次元コンピュータグラフィックス)のP. ponpetelegans とはプロポーションなどが異なって いるものも少なくなく,論文中において復元画の 根拠を詳細に解説していなかったためと考えられ た.

論 文 上 に 掲 載 さ れ た Phosphorosaurus ponpetelegans の復元画は, 3D CG ソフトの ZBrush



図 1. 復元した *Phosphorosaurus ponpetelegans* の頭蓋. 斜線部分が復元した部位. A, 頭蓋の背面観. B, 頭蓋の腹面観. C, 頭蓋の前面観. D, 頭蓋の側面観. E, 頭蓋の後面観.

**Figure 1.** Restoration of a cranium and mandibles. The hatched portions are restored. **A**, Dorsal view of a cranium; **B**, Ventral view of a cranium; **C**, Anterior view of a cranium with mandibles; **D**, Lateral view of a skull with mandibles; **E**, Posterior view of a cranium with mandibles.

によって作られた生体復元を使用して作ったものである.本報告では、2015年に制作した*P.* ponpetelegansの3DCGと、2016年に制作した骨格復元画の制作過程を示すことで、より正確な*P.* ponpetelegansの復元像の普及を目指す.またこれにあわせ、3DCGソフトを使うことで科学的により正確な生体復元の追及や復元画制作が容易になることも紹介したい.

#### Ⅱ 復元の方針

Phosphorosaurus はモササウルス科ハリサウル ス亜科に属する絶滅海生爬虫類である.すでに 絶滅したモササウルス科はトカゲとヘビとで構成 される有鱗目に属し,その中でもオオトカゲ上 科やヘビに近縁であるとする説が有力である.ハ リサウルス亜科には Eonatator, Phosphorosaurus, Halisaurus の3 属が含まれる.ハリサウルス亜科 の化石にはどれも体表の様子が化石として残され ていないが,モササウルス科の一部の種類では皮 膚化石が残っているケースもある.そこで本復元 では,HMG-1528 をベースに,ハリサウルス亜科 の他の化石を参考に全身のプロポーションや頭蓋 の欠損した部位を復元した.体表の様子や眼球の 大きさは,同じモササウルス類 (Platecarpus)の ものを使用し (Lindgren et al., 2010),その他の軟 組織は現生のオオトカゲ科(*Varanus* 属) を参考 にした.

## III 頭蓋と下顎の復元

科学的に正確な復元を目指す場合は、産 出している骨格をベースにする必要がある. Phosphorosaurus ponpetelegans (HMG-1528) は顎 骨前部の構成骨を除き頭蓋のほぼ全てがほとんど ゆがみなく産出している. そこで HMG-1528 の外 側面と上面の写真(Konishi et al., 2016, fig.2)か ら 3D CG で制作し、パソコン上に頭蓋を再現し た. 産出していない顎骨前部については不明であ るが,同じハリサウルス亜科の別の標本 (Eonatator sternbergiiのホロタイプ)やHalisaurusの図(Holmes and Sues, 2000, fig. 1) を参考に欠損した吻の長さ を決定した. またハリサウルス亜科の上顎先端部 は、上顎最前歯より前方に著しく突出しない.し たがって噛み合わさる下顎については、口を閉じ た状態で復元した頭蓋と先端が揃うように復元し た (図1).

歯の数については、*Phosphorosaurus ponpetelegans*(HMG-1528)の最も保存の良い右上 顎骨には合計12個の歯槽がある.復元した吻の 長さから、保存された右上顎骨のさらに前方に5 個の歯槽が並んでいたと推定した.モササウルス



図 2. 眼球を組み込んだ Phosphorosaurus ponpetelegans の頭蓋.

Figure 2. A cranium showing a restored eyeball.

科の前上顎骨には左右それぞれ2つの歯槽がある ことから、上顎には全部で19個の歯槽が並んで いたと考えた.ロを閉じた状態で歯骨の第一歯は、 どのモササウルス科であってもかならず前上顎骨 の第一歯の後ろに来る.また歯骨の最後部の歯は 通常上顎骨最後部の歯より前に来る.よって歯骨 の歯槽を18個とした.ハリサウルス亜科の上下 顎の歯はどちらとも、歯がある歯槽と抜けた歯槽 が交互に並ぶケースが多いので、今回の復元でも 上顎に10本、下顎に9本の歯を生やすようにした. 翼状骨歯の数は、右翼状骨に残された9個の歯槽 から9本の歯を生やすようにした(図1).

歯の大きさについては、通常のモササウルス 科では遠位の二本だけが極端に小さくなるが、 Phosphorosaurus ponpetelegans (HMG-1528) では 後方に向かって緩やかに小さくなっているので、 化石標本を参考にそのように歯の大きさを調整し た(図1).

## IV 眼球の復元

眼球の大きさは、産出した強膜輪から決定すべ きであるが、Phosphorosaurus ponpetelegans (HMG-1528)を含めたハリサウルス亜科の化石では、眼 球の大きさの推定ができるほど保存の良い強膜輪 が見つかっていない.他のモササウルス科におい ては、眼窩に強膜輪が残っている例もあり、その 強膜輪は眼窩の上下径と一致している (Lindgren et al., 2010).このことから P. ponpetelegans の眼 球を眼窩の上下径に合うように造形した(図 2).

## V 全身のプロポーション

Phosphorosaurus 属で、全身骨格が見つかって いる個体はない.そこで同じハリサウルス亜科 の Eonatator sternbergii (UPI R 163) を参考に頭 蓋の大きさに対する胴の長さや尾の長さを決定 した (Wiman, 1920). このプロポーションは E. *coellensis* (RC090805) と矛盾するものではない (Paramo-Fonseca, 2013). ただし*E. sternbergii* (UPI R 163) の頸部は完全に保存されておらず,造形 されたものが付け加えられて長くなっている. *E. coellensis* (RC090805) では6つの頸椎がある. *P. ponpetelegans* (HMG-1528) で確認できる頸椎の最 大数が7つであることから,7つの頸椎があった と仮定して復元した.

#### VI 鰭

鰭の形状について, Eonatator sternbergii と E. coellensis のホロタイプに残された前肢と後肢の骨 格要素が前後であまり大きさに違いがないことか ら,ほぼ同じ大きさの前後鰭を復元した.ただ E. coellensis (RC090805) には後鰭が保存良く産出し ているため、これを参考に後鰭を復元した、また E. sternbergiiのホロタイプの橈骨・尺骨が、同標 本の脛骨・腓骨部分よりも広がっていること、前 鰭の復元図(Wiman, 1920, fig. 8) も参考に, 前鰭 の方が後鰭よりも前後に長い形状にした. 尾鰭の 形状については E. sternbergii のホロタイプを参考 にしたが, Phosphorosaurus ponpetelegans (HMG-1528) がマーストリヒチアン期であり、サントニ アン期もしくはカンパニアン前期の E. sternbergii より1000万年前後新しく、よってより派生的で 遊泳に適した種類であったと推測した結果, E. sternbergii ホロタイプよりも強めのカーブで復元 された.

## VII 体表・鱗の形状

Lindgren et al. (2010) は Platecarpus のもっと も総括的な鱗の情報を記載した. それによると 頭部の鱗は体表のものよりも若干大きく,かつ 大きさに幅があり,多角形のものもある.一方 胴体の鱗は菱形で大きさがだいたい均一である. Phosphorosaurus ponpetelegans の 3D CG もそれを 参考として体表の鱗を造形した(図3,図4).総 排泄孔は,オオトカゲ科を参考に体の長軸に直行 する向きにスリットを開けた(図3E).

*Platecarpus* の化石には生体の鼻孔と思われる スリットが骨の鼻孔の前半分くらいに観察され ている(Lindgren *et al.*, 2010). *Phosphorosaurus ponpetelegans* の鼻孔の大きさと位置についても, *Platecarpus* と同様な鼻孔を造形した(図 4A).



図 3. *Phosphorosaurus ponpetelegans* のプロポーション. A, 背面観. B, 前面観. C, 側面観. D, 後面観. E, 腹面観. Figure 3. Overall body reconstruction of *Phosphorosaurus ponpetelegans*. A, Dorsal view; B, Anterior view; C, Lateral view; D, Posterior view; E, Ventral view.



図4. Phosphorosaurus ponpetelegans 頭部の生体復元. A, 頭部の側面観. B, 頭部の背面観. C, 口蓋観. D, 頭部の腹面観. E, 下顎の上面観.

**Figure 4.** *Phosphorosaurus ponpetelegans* head life restoration. **A**, Head, lateral view; **B**, Head, dorsal view; **C**, Palatal view; **D**, Head, ventral view; **E**, Lower jaw, dorsal view.



**図** 5. 咀嚼筋が復元された *Phosphorosaurus ponpetelegans* の頭部. A, 斜め前から見た生体復元された頭部. B, 斜め前から見た咀嚼筋と intramandibular joint. C, 生体復元された頭部の上面観.

**Figure 5.** Head restorations of *Phosphorosaurus ponpetelegans* with selected jaw adductor muscles. **A**, A life restoration of head in anterolateral view; **B**, Selected jaw adductor muscles and an intramandibular joint indicated on reconstructed skull; **C**, A life restoration of head in dorsal view.

ハリサウルス亜科においてヤコブソン器官の痕 跡が観察できるほど保存の良い化石はこれまで発 見されていない.しかし他のモササウルス科では 対になった鋤骨の前部(前から5番目の歯槽の舌 側)にヤコブソン器官の痕跡と考えられる穴が存 在する.そこで,*Phosphorosaurus ponpetelegans*の 口蓋の前から五番目の歯槽(前から三番目の歯) の舌側にヤコブソン器官を造形した(図4C).

舌に関して、本復元では系統を反映してオオト カゲ科やヘビが持つ、先端部で二股に分かれ細長 い形状にし、オオトカゲ科と同様に口腔底の前方 部分の孔から出るようにした. ロを閉じたとき、 この出口のやや前方部分にヤコブソン器官が位置 することになる. また、声門に関しては、オオト カゲ科を参考に口腔の奥に位置させた(図4E). 耳に関して、モササウルス科は水生適応の過程で 鼓膜を失ったと考えられている. そこで、耳部分 である方形骨の部分も周囲と同じような鱗で覆っ た復元にした(図4A).

モササウルス科の復元画では,現生ワニのよう に唇を復元することなく,歯が常にむき出しに なるように復元する例がしばしば見受けられる が、水棲陸棲に関係なく閉口時に唇で歯が隠さ れる現生トカゲ・ヘビ類の形態を反映し、この Phosphorosaurus ponpetelegans の復元では、口を閉 じると歯が見えなくなる程度の大きさの唇を造形 した(図4A).

*Phosphorosaurus ponpetelegans*(HMG-1528) の 松果腺孔は大きい.よって生体の頭頂部に頭頂眼 があったものと推定した(図 4B, 図 5C).また, 前頭骨の背側に強いキールがあるが,それを体表 にも反映させた(図 4B, 図 5C).

オオトカゲでは開口状態で、翼状骨の ectopterygoid processから下顎最後部の retroarticular process まで伸びて付着する muscle pterygoideus superficialis が、薄い口腔の皮を隔てて観察さ れる. また upper temporal bar から coronoid に muscle adductor mandibulae (m. pseudotemporalis)の 一部があり、これら二つの咀嚼筋は開口状態の Phosphorosaurus ponpetelegans でも当然観察された であろう.よって復元した頭蓋にこれらの咀嚼筋 を復元し、その形を意識しながら口腔を造形した



**図 6.** シーラカンス柄の *Phosphorosaurus ponpetelegans* と復元骨格. スケールバーは1 m. A, 骨格の背面観. B, 生体の背面観. C, 骨格の側面観. D, 生体の側面観.

**Figure 6.** Reconstructed color pattern on life restoration of *Phosphorosaurus ponpetelegans* accompanied by skeletal restoration. Scale bar is 1 m. **A**, Restored skeleton in dorsal view; **B**, Life restoration in dorsal view (note dark coloration); **C**, Restored skeleton in lateral view; **D**, Life restoration in lateral view (note countershading).

(図 5A).

モササウルス科の下顎中央付近には intramandibular joint があり、下顎を外側へ「く」 の字に広げることが出来る.この関節の上部に位 置する dentary と coronoid 間には隙間が生じ段差 になっている.生体でもそれが分かるように段差 をつけて下顎を造形した(図5B).

しばしばモササウルス類の復元画には、その体 表にしわが見られる.しかし現生鯨類のように完 全水生適応した脊椎動物であるため、本復元では 皮膚のたるみによるしわは造形しなかった.

## VIII 体色

モササウルス科を含めた海生爬虫類の体色は黒 かったとされているが(Lindgren et al., 2014),体 表のすべてを分析したわけではない.そこで背側 は黒っぽい体色,腹側は白くし,カウンターシェー ディングを適用したカラーリングを保ちつつ,こ れまでモササウルス類の復元画で目にしたことの ないシーラカンス柄にした(図 5,図 6).シーラ カンス柄の採用は,Phosphorosaurus ponpetelegans が夜間の暗い海で活動していたと推測したKonishi et al. (2016)に基づいており,同様に暗い海(深海) に生息する生態から選ばれた.

## IX 骨格復元画

Phosphorosaurus ponpetelegans の背面観と側面観 の骨格復元を, Adobe Illustorator で制作した. 立 体的な配置の把握が難しかった腰帯と後肢部分に ついては、3D CG で骨格を制作した後にトレー スするように描いた. 各パーツの骨格は各生体 のパーツと同じ様に考察した. すなわち, 頭頸 部はHMG-1528 をベースに他のハリサウルス亜 科,前鰭の骨格要素は Eonatator sternbergii のホ ロタイプ (Wiman, 1920), 後鰭の骨格要素は E. *coellensis* のホロタイプ (Paramo-Fonseca, 2013) を参考にした. 胴体の骨格要素は E. sternbergii と E. coellensis のホロタイプを参考にした. 胴椎お よび尾の基部を構成する pygal vertebrae の数は, それぞれ E. coellensis と同じ 20 個と 4 個にした. Pygal vertebraeの後ろに続き血道弓を伴う尾椎はE. sternbergiiのホロタイプでは約72個とされており, P. ponpetelegans では 70 個とした. 腰帯と肩帯は E. sternbergii のホロタイプを参考にした.

#### X 3D CG 制作日数

3D CG の制作は 2015 年 5 月 1 日から始まった. 新村と小西のメールのやり取りで進められ,新村 が造形していった際に生じた疑問を,一つ一つ小 西が答える形式で制作した.頭蓋の造形は 5 月 9 日までかかり,そこから体を造形し始め,5 月 19 日には体の造形が終了した.色付けはほぼ 1 日で 行った.

## XI 3D CG ソフトによる復元のメリット

復元画には、キャンバスに絵を描くようなアナ ログ的な手法や Adobe Photoshop などの 2D CG ソ フトで描くデジタル的な手法があるが、近年 3D CG ソフトを使った3次元のデジタル的手法によっ て復元する例も増えてきた. この 3D CG ソフト を使った復元は、他の手法に比べ、古脊椎動物の 復元やその後の利用においてメリットがある.

まず、一般的な古脊椎動物の復元では、化石と して産出した骨格の歪みを取り除いた後に、皮膚 などの軟組織を復元することで正確な復元にす る.3D CG ソフトでは 3D スキャナやフォトグラ メトリーなどによって得られた骨格の 3D モデル の歪みを取り除き、直接組み込んで復元できるた め、3次元的に正確な復元に近づけることができる(新村ほか、2016).キャンバスに描く手法や 2D CG ソフトで描く2次元的な方法で骨格を組み 込む場合、標本の写真をベースにする、もしくは 骨格を先に描いて生体を復元することになるが、 そもそも標本の写真や絵は3次元ではないため、 遠近感の補正も含め立体的に正確に生体を描き出 すことは難しい.

次に、復元画の制作者がその動物の研究者と メールなどでやり取りをしながら、何度も修正 を繰り返して制作することがあるが、その点で も3D CG ソフトを使った復元画の制作は以下の メリットがある. ① 3D CG ソフトによる 3D モデ ル修正は容易である。② 3D モデルは立体なので、 真横や真上からも見て確認でき、監修作業が容易 である(斜め前からのパースが効いた絵では、正 確な監修は難しい).

上記に加え,新たな 3D モデルの制作において も、3D CG ソフトを使った復元画の制作はメリッ トがある.例えば、すでに作った 3D モデルがあ れば、プロポーションを若干変化させるだけで系 統的に近い別種にすることもできる.さらに制作 された 3D モデルの角度を変えてレンダリングす ることで何パターンもの新たな絵を作り出せ、よ り短時間で標本に基づいた正確な復元画の制作が 可能になる.

#### 謝辞

むかわ町穂別博物館に所蔵されている Phosphorosaurus ponpetelegans ホロタイプの観察に 際しては、同館学芸員の櫻井和彦氏と西村智弘氏 に大変お世話になった.また、Konishi et al., (2016) に掲載した P. ponpetelegans の復元画の制作には、 両氏の他、福岡大学の田上響氏からもコメントを いただき、仕上げることができた.この場を借り てお礼申し上げる.

#### 文献

- 芳賀靖彦(編) 2017, 学研の図鑑 LIVE 古生物,学研 プラス,東京, 228p.
- Holmes, R. B. and Sues, H.-D., 2000, A partial skeleton of the basal mosasaur *Halisaurus platyspondylus* from the Severn Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Maryland. *Journal of Paleontology*, 74, 309–316.

Konishi, T., Caldwell, M.W., Nishimura, T., Sakurai, K.,

and Tanoue, K, 2016, A new halisaurine mosasaur (Squamata: Halisaurinae) from Japan: the first record in the western Pacific realm and the first documented insights into binocular vision in mosasaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, **14**, 809–839.

- Lindgren, J., Caldwell, M. W., Konishi, T. and Chiappe, L., 2010, Convergent evolution in aquatic tetrapods: insights from an exceptional fossil mosasaur. *PLoS ONE*, **5**, e11998.
- Lindgren, J., Sjoevall, P., Carney, R. M., Uvdal, P., Gren, J. A., Dyke, G., Pagh, B., Shawkey, M. D., Barnes, K. R., and Polcyn, M. J., 2014. Skin pigmentation provides evidence of convergent melanism in extinct marine reptiles. *Nature*, doi:10.1038/nature12899.

Paramo-Fonseca, M. E., 2013, Eonatator coellensis

nov. sp. (Squamata: Mosasauridae), nueva especie del Cretacico Superior de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales*, **37**, 499–518.

- 新村龍也・田中嘉寛・甲能直樹・山田一考・佐々木基 樹,2016,北海道産鰭脚類化石のデジタル生体 復元 — フォトグラメトリーおよび 3D CG ソフト による制作 —. 化石,99,95–92.
- 土屋 健, 2017a, 理系に育てる基礎のキソ 進化のお 話 365 日. 技術評論社, 東京, 400p.
- 土屋 健, 2017b, 生物ミステリー PRO 生命史図譜, 技術評論社, 東京, 216p.
- Wiman, C., 1920, Some reptiles from the Niobrara Group in Kansas. Bulletin of the Geological Institute of Upsala, 18, 9–18.

Tatsuya Shinmura and Takuya Konishi, 2018, Life and skeletal reconstructions of a mosasaur *Phosphorosaurus* using a three-dimensional computer graphics (3D CG) software: a highly promising reconstruction technique for fossil vertebrates. *The Bulletin of the Hobetsu Museum*, **33**, 33–40.

新村龍也・小西卓哉, 2018, *Phosphorosaurus* の 3D CG による生体復元と骨格復元の制作 — 3D CG ソフト による古脊椎動物復元の有効性と将来性 —. むかわ町穂別博物館研究報告, **33** 号, 33–40.

(要 旨)

2015年(冊子体出版は翌年)に、日本から最初のハリサウルス亜科が報告され、Phosphorosaurus ponpetelegans と命名された.論文には、この新しいモササウルス類の分類群の復元画が掲載された.この 復元画は、前もって作られた 3D モデルから作られており、この 3D モデル自体はハリサウルス亜科の様々 な標本に基づいている.すなわち、頭蓋は極めてよく保存された P. ponpetelegans のホロタイプをベース にしつつ、足りない部位を同種が属するハリサウルス亜科の他の化石標本を参考に復元した.一方、この ホロタイプは頭部より後ろの骨格がほとんど残されていないため、P. ponpetelegans の体のプロポーション は、同亜科に属する Eonatator coellensis および E. sternbergii の全身骨格標本を参考にした.また現在まで にハリサウルス亜科で軟組織まで残された標本は無いため、体の鱗と眼球のサイズはプリオプラテカルプ ス亜科 の Platecarpus を参考にした.他の軟組織は、オオトカゲ(Varanus)を参考にした.体表の模様は、P. ponpetelegans が夜の暗い海に生息していたという Konishi et al. (2016)の推察に基づき、同様に暗い深 海に生息するシーラカンスの体色パターンが選ばれた.

一般的に化石動物の復元が行われる際には、立体的な化石標本をベースにすることが望ましい.また、その復元画の監修作業においては、側面図のみならず背面図や腹面図を含むマルチアングルから行なわれることが望まれ、3D CG ソフトを用いた復元では、あらゆる角度からの画像を容易に作成し監修者に提供できるという利点が存在する. 今後、2D での伝統的な復元に加えて、化石動物復元への 3D CG ソフトの更なる活用が期待される.