

古足跡学の可能性

石垣 忍*

1. 古足跡学の位置付け

150年以上の歴史をもちながら、足跡化石の研究は、古生物学の中でほとんど無視され、あてにされない存在であった。その理由は、(A)印跡動物の正体が断定し難く、分類もやり難いこと、(B)一個体の足跡が、動物の運動や支持基体（堆積物）の状態によって様ざまに変化すること、(C)標本（特に大型のもの）の採取が技術的・経済的に難しいこと、(D)足跡化石の特性、特にその古生態学的有用性が正しく理解されていなかったこと、などである。

ところが1980年代に入ってから、世界的に足跡化石が見直されるようになった。今までは、他に専門をもつ者の片手間的な研究が多かったが、これを専門的に扱う研究者が増し、論文も数多く発表されるようになった。この背景には、Bakker や Ostrom に代表される研究者によって、恐竜についての動物行動学的な新しい研究が、発表されるようになったことがある。研究者のあいだで、古脊椎動物は実際にどのように生活し、行動していたかということに対する興味が増す中で、現地性の生きた行動の記録という特性を持つ、足跡化石が注目されはじめたのである。

こうした動向を受けて、1986年5月には米国ニューメキシコ州で、恐竜の足跡及び生活痕に関する国際シンポジウム (First international symposium on dinosaur tracks and traces) が開かれた。これを契機に古足跡学に関する討論はさらに深められ、混乱していた用語や研究方法も検討しなおされている。またフィールドでは、これまで簡単な報告しか出されなかった産地の再調査や、新しい産地の発見が相次いでいる。研究者は注意して地層面を観察すると、今まで見過ごしていたものが見えてくることに気がつきはじめ、それを使って何が言えるかを考えはじめた。足跡化石は古生物学の中で、遅ればせながら市民権を獲得しようとしている。

しかし、上に述べたいきさつで明らかのように、この「古足跡学のルネサンス」は、上記の(D)の問題に関する研究者の意識が変化したことによるのであって、(A)(B)(C)の難点はあまり克服されてはいない。足跡化石

で何ができ、何ができないのだろうか。また(A)(B)(C)の難点の克服はどうしたらよいのだろうか。以下、足跡化石研究の有効性とその限界について考え、今後の展望を述べたい。

なお、本稿で使う日本語の足跡学用語は、石垣(1988)に基づいているが、その内の主なものを下に掲げる(図1参照)。

古足跡学(こそくせきがく)：古生痕学の中で四足動物の足跡を研究する分野。

行跡(こうせき)：動物の移動をしめす一連なりの“あと”。

行跡軸：行跡の中央を通る軸、歩行(走行)の中心線。

足印(そくいん)：動物の足がつけた一つひとつの“あと”。行跡は連続した足印で構成される。

足印の外旋・内旋：足印の足先が外向きになること(外旋)及び、その逆(内旋)。

足跡(あしあと、こそくせき)、足痕(あしあと、そっこん)：行跡や足印全体を総称的にさすことば。後に「化石」をつけて、それらの化石全体を総称的にさす。

印跡(いんせき)、印跡動物：足跡をつけること、足跡をつけた動物。

歩幅(ほはば)：右足印から左足印、または左足印から右足印までの直接の一步の長さ。

複歩(ふくほ)：右足印から次の右足印、または左足印から次の左足印までの長さ。

単歩(たんぽ)：行跡軸に投影した歩幅。実質的に進んだ距離を表わす。

歩角(ほかく)：連続した歩幅(右)と歩幅(左)の線分がなす角度。

歩様(ほよう)：印跡動物の進み方。

支持基体：足跡のつけられる物質。足跡化石の場合は堆積物(地層)。

2. 足跡化石の二面性

化石が、堆積物の一部であることと、生物の遺骸の一部であることの二つの性格を合わせもつように、足

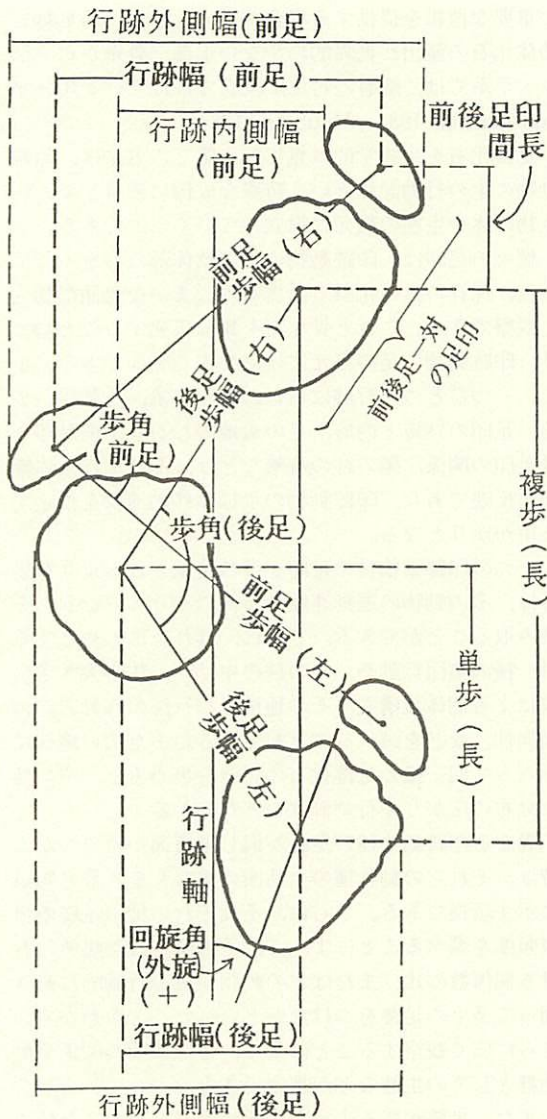


図1 足跡学用語 (行跡はモロッコ下部ジュラ系の竜脚類のもの)

跡化石も二つの顔を持っている。堆積構造としての性状(堆積学的特性)と、動物の体と行動の記録としての性状(生物学的特性)である。この二面的なとらえ方は、すでに一般の生痕化石の研究で行なわれていることである。上記のニューメキシコの学会と前後して、この二つの面での足跡化石の可能性に関する討論が、いくつか公表された(Benton, 1986; Lockley & Gillette, 1987; Lockley, 1986; Padian, 1986)。それらをふまえ、筆者の意見を加えてまとめてみたい。

- (1) 堆積学的特性：この特性に着目して、堆積が期待できることには、足跡化石産出地点の古環境がある。まず、何はともあれその地域は、足跡をつけるよう

な大型の動物が、生活を維持して行けるだけの条件がそろっていたはずで、これは、印跡動物が特殊な生態を示す種であればあるほど、その環境指示者としての役目は大きくなる。この点は一般の体化石と同じように見えるが、足跡化石は現地性である点で環境指示者としての役割が決定的に違い、特に限られた地域の環境を推定するのに役立つ。

また、足跡という保存されにくいものが化石として残るために、他の化石以上に保存条件が満足されなくてはならない。それには、(i)足跡が印跡されるような環境と支持基体(堆積物)と、(ii)印跡後、固化するまで、破壊や極端な変形を受けないこと、(iii)上位層の堆積によって破壊されず、地層の変形等の二次的な作用も微弱で、露出後も風化から守られることが必要である。このように、幾つかの条件が同時に満足されない限り足跡は残らない。すなわち足跡を含む地層の生成環境に対しては、化石産出論(Taphonomy)の立場からのアプローチが特に重要である(図2参照)。

地層面の様ざまな構造、およびそれらと足跡の関係、中でも特に乾裂、漣痕、無脊椎動物などの生痕、ほかの足跡との関係などは、印跡がいつ行なわれたかを推定する手がかりとなる。たとえば乾裂の場合、足跡が乾裂を破壊しているのか、あるいは反対に、それらによって足跡が破壊されているのか、足印のくぼみの中についている乾裂と、足印の外の地層面についている乾裂とは、構造がどのようにちがうかなどを細かく観察することによって、乾裂形成の進行と印跡の前後関係が読み取れる。

また、足印の形態や深さ、印跡動物の足によって押しのけられた堆積物が足印のまわりに盛り上がっている状態、動物の足に付着した堆積物が地層面上に落ちて残っている状態などから、印跡時の支持基体の含水率や粘性を推定できる。

押しのけられた堆積物の盛り上がった方向に規則性がある時、たとえばある地層面上の全ての足印で、押しのけられた堆積物が、ある一つの方向に盛り上がる傾向がある時は、当時の支持基体の面が、その方向に傾斜していたと推定される。

水中で半ば体を浮かせ、足先で水底を蹴りながら移動する「半水泳」の足跡が見つかる場合は、印跡動物の大きさから、おおまかな水深を推定できる。

また、足跡化石を多産する一つの地層面を、広い範囲にわたって観察できるところでは、足跡の分布やその密度、移動方向の指向性などから、当時の海(湖)岸線を推定することもできる。

- (2) 生物学的特性：この特性に着目した第一の方法として、保存の良い足跡を生物の体の一部のように考えて、一般の古生物の体化石と同様に扱う方法がある。

この場合は命名法に基づいて記載分類を行ない、他と比較検討をする。その結果、生層序学、古生物地理学、系統分類学などに貢献できる。

足跡化石の長所は、体化石に比べて多く産出すること、それに、保存されるための条件が体化石とは異なるので、体化石の全く出ない地層から産出することが多いことである。このため、足跡化石は体化石による情報の空白部分を埋める働きをする。

たとえば、内陸の淡水成堆積盆をはじめとする、編年の困難な地層で、体化石の産出が無い場合などは、層序や、動物相とその進化を考える上で、足跡化石

水深, 含水率	印 跡	考慮すべき事
数メートル ↓	水中 印跡A	波, 水流 堆積物の質 堆積構造 生物活動
ゼロメートル 水浸し 軟質		堆積物の質 印跡時に押しのかた 堆積物の埋め戻し
半乾燥 ↓ 乾燥	陸上 印跡B 陸上 印跡C	水流, 雨, 風, 生物活動, 太陽熱, 乾裂 塩類などの析出物 他の個体による破壊
		殻化作用
↓ 固化		破壊, 変形
↓ 上位層の堆積		二次変形 二次生成物
↓ 保存, 続成作用		風化, 浸食 破壊, 変形
↓ 露出		

図2 足跡化石の産出論 (Taphonomy)

足跡の印跡は、A、水中で印跡される場合(水中印跡)、B、陸上でまだ地層がかなりやわらかい状態で印跡される場合、C、陸上で地層がややかたくなってきた段階で印跡される場合、の三つに分けて考えることができる。一般に、Aの足跡は浅くて地層面の乱れが少ない。こまかな構造は水の動きで消されている。Bは深く、乱れが多い。細かな構造が残され、形態の研究対象として理想的なのはCである。印跡された足跡の保存については、図の右の欄にあげた点を考慮しなければならない。

が重要な情報を提供するが多い。特に、四足動物の体化石の産出が世界的に少ない上部三畳系から下部ジュラ系では、地層の対比に役立てられている(Olsen and Galton, 1984 ; Haubold, 1984)。

足跡化石を生物学的に見て行く第二の方法は、印跡動物の生の行動記録という特殊な成因に着目して、古生物の体や生態の復元に役立てていくことである。

個々の足印は、印跡動物の足の軟体部の形を示してくれ、保存の良い化石では皮膚のこまかな表面彫刻さえ観察できる。これと骨化石を比較研究することにより、印跡動物の足の復元に役立てることができる。また、一つひとつの行跡にあらわれる歩幅、行跡幅、歩角、足印の外旋と内旋、足の着地のしかた、前足印と後足印の関係、尾の跡の有無などは、それぞれ生体機能の反映であり、印跡動物の歩様や移動速度を推定する手がかりとなる。

一つの印跡動物種の足跡が多数発見されるような場合は、その動物の運動速度や歩様のバリエーションを読み取ることができる。さらに、群れをはじめとする単一種の集団行動や、その種の中での、体の大きさの差による個体数構成、その地域での行跡の移動方向の指向性、などを調べることができる。また広い地域にわたって同一種の足跡化石の記録を集めると、その種の分布の広がりや行動形式などがわかる。

異なる印跡動物種の足跡が同じ地層面からみつかる時は、それらの動物種の生活圏の重なりを、最も明確に示す証拠である。さらに、それぞれの種の足跡の出現頻度を調べることによって、その限られた場所における個体数の比、またはどの動物が最も行動的に動き回って多くの足跡をつけたかといったことがわかる。さらに広く観察することにより、各種族間の関係や動物群としての生態などが推定できる。

また、足跡が残るような場所に近寄らなかった種の記録は体化石としてしか残らないので、足跡化石と体化石の資料を総合的に研究することにより、その時代の地域的な動物群集全体をより正確に復元することができる。

このように足跡化石は、その二面の特性を生かせば、かなり多くのことがわかるのである。

3. 難点を克服するために

失われた古生物について多くの推論の手がかりとなる可能性を持っている一方で、足跡化石はどこまで確実なことが云えるのかわからないあいまいさを残している場合が多い。つまり、足跡化石による推理には一定の制約がある。

この制約や、冒頭に述べた(A)(B)の難点は、足跡の二面性と表裏一体の関係にある。つまり、堆積学的に研

究しようとする、動物の行動の記録であるという偶然性の制約を受け、生物学的に研究しようとする、足跡は、層理面上に残された堆積構造の一種なので、その形態、保存、その他すべての面で、支持基体の質とそれが受ける物理的・化学的な作用に影響されるという制約を受ける。

これらの制約や難点のために、多くの研究が挫折したし、足跡化石は市民権を得られなかったのである。今後の足跡研究者の義務は、この制約の中で推理の正確さを高める努力をし、可能性の幅を広げることである。そのためにはどんなことをしたらよいのだろうか。筆者は下記の三つの努力目標を考えてみた。

(1) 現生動物の足跡の資料を充実させる。

Padian (1986) は足印の形態の決定条件として次の三つをあげている。

- Anatomy (足跡動物の解剖学的構造)
- Kinematics (足跡動物の運動)
- Substrate (支持基体)

いま仮に、一個体の動物を想定し、Anatomy の条件を固定して考えると、その個体の足跡は、運動様式及び支持基体の質の二条件の組み合わせにより、形態がさまざまに変化するということである。

足跡の生物学的研究が壁を乗り越えるためには、この Kinematics と Substrate の二条件の組み合わせ方による、足印の形態変化のパターンをつかまなければならない。このためには、実際に足跡動物の動きがわかっている、現生の動物の足跡を調べる必要がある。その方法は、二つ考えられる。

一つは実験的方法である。上記の三条件の組み合わせ方による変化を調べる。具体的には、粒度組成の異なる何種類かの支持基体(堆積物)を用意し、その含水率や厚さを変えながら、その上をいろいろな実験動物に歩行や走行運動をさせて、足跡を観察記録し、その変化を見る。さらに、それらの記録と、動物の骨格や筋肉との関連を調べる。

もう一つは野外観察で、干潟や雪上をはじめとする、現生動物の足跡が発見されやすい場所で、天然の足跡を観察することである。これは現在までに、野生動物の生態研究や、自然保護団体の調査等で行なわれて来たことで、多くの貴重な記録が残されている。しかし、一般に、足印の形状の記録に比べると、行跡の記録が完全に欠ける傾向があり、支持基体の質や周りの環境との関連についての記録も、とかくおろそかにされている。また記録に残されている動物種も、ほとんど哺乳類と一部の鳥類に限られている。これらの足跡は、両生・爬虫類の足跡も加えて、地質学的、古生物学的なセンスで見直す必要があるだろう。

現生動物の足跡と足跡化石を比較検討した論文もい

くつか発表されている。最近のものでは、かつて翼竜類の足跡と考えられていたものが、実験の結果、ワニ類のものとなった例 (Padian & Olsen, 1984a)。コモドオオトカゲの足跡記録にもとづいて、三疊紀の爬虫類の運動様式を考えたもの (Padian & Olsen 1984 b)。走鳥類を使った足跡実験の研究報告 (Farlow, 1986 ; Padian & Olsen, 1986) 等がある。さらに、この方面の研究の進展が期待される。

(2) 足跡化石の標本や記録の集積を量質ともに高める。

フィールドでのデータ収集は、詳細で正確なほど良い。これは野外科学の基本としてあたりまえのことである。しかし、足跡化石が体化石に比べて、形がはっきりしないこと、一つの地層面に広く大量に出ることが多く、調査が大変なこと、標本を持ち帰ることが困難なので、写真撮影やスケッチ等をフィールドでおこなう場合が多く、室内作業に比べて不自由なことなどの理由で、現在までの研究の中には多くの不明瞭で不親切な点が見受けられる。凹凸のわかりにくい写真や輪郭だけのスケッチなどは、その最たるもので、比較分類上多くの不都合を生じている。

新しい技術を取り入れて、能率のよい野外調査と正確な記載方法、簡便な標本模型作成法などを開発実現することは、足跡化石研究のレベルアップの上で本質的な問題である。

足跡化石について必ず記録する必要がある四要素は、(i)足印、(ii)行跡、(iii)集団としての産出状態、(iv)支持基体、である。以下、これらの記録について考えてみたい。

(1) 足印：足印化石の形態については、上述の Padian (1986) に示されている三条件に加えて、埋没するまでの環境の条件や、埋没時・埋没後の二次的変形、露出後の風化の問題がからんでくる。足跡動物の足の形態を念頭において調べる場合は、そのような影響の最も少ない、保存状態の良いものを選び詳しく観察する。

足印の記録でよく問題となることは、足印の穴のなかで、実際に足跡動物の足に対応する部分はどこかということ、いかにして立体的な記録をとるかということである。

前者の問題に関して、Yang (1982) は、足印の中に上位の堆積物が残っていた場合、足跡動物の足の大きさを見誤る危険性を指摘している(図3)。これで明らかのように、足印の輪郭スケッチで、強調されるべきは、くぼみの外縁ではなくて、動物の足に対応する範囲である。それをおさえた上で、足印内部のレリーフや外部の支持基体の盛り上がりの方を描き加える。これがスケッチの基本である。

立体的な記録としては、点描などの方法で細密なスケッチをとることのほか、標本を取って来ると、精密

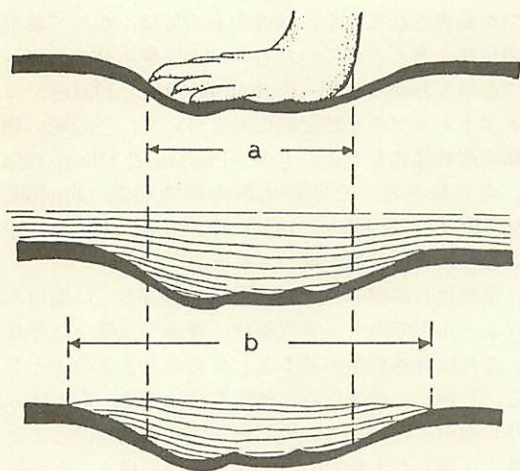


図3 足印に充填された堆積物によって足印の大きさが誇張される場合。

a; 真の足印長, b; 誇張された足印長

Yang (1982) による。

なモアレ写真の撮影 (Ishigaki & Fujisaki, 1985) や、水槽の中に凸型の足印を入れて、少しずつ水位を上げながら等高線を書く方法 (韓国、慶北大学の林成圭氏の方法、同氏の私信による) ができる。携帯用の格子を持参し、太陽光を使って、野外で簡易なモアレ写真を撮影することも可能で、現在、筆者が研究中である。

足印に低い入射角で光があたるとき、レリーフが最も鮮明に現われる。しかし、その現われ方は光線状態で大きく変化する。そのため写真撮影の際は光の状態に注意し、とくに光の方向を記録しておかねばならない。また光の入射方向を変えて何枚か撮っておくと、形態がより正確にあらわされる。さらに立体写真は最も手軽な立体的記録である。

足跡化石の標本や模型の採集は、経済的・技術的にさらに解決すべき大きな問題を残している。模型を作るための材料は、石膏やシリコン、ラテックスゴム、ウレタンフォームをはじめ数多いが、技術的に最も問題の多い大型足印に対して、正確さと、経済性や簡便さを同時に満足するものは、まだない。安価で、持ち運びしやすい材料の開発が待たれる。

(ii) 行跡, (iii) 集団としての産出状態: 足跡は、保存状態の良い個々の足印だけでなく、必ず行跡全体、もし集合的に産出する時は層理面全体のスケッチをとる必要がある。これらは動物の運動や集団生態を考える上で不可欠であるが、露出面積が広い場合、作業の能率を考えなければならない。

たとえば、スケッチは、方眼状に張った水系越しに

観察しながら描く方法が、一般に行なわれているが、非常に時間がかかる。そのため、多くの足跡を調査しなければならない時などは、一部の足印だけをスケッチし、あとは計測だけで済ませる場合がある。しかし、この方法では、計るひとによって、また計りかたによって計測値が変わる上に、一つの行跡の中での足印形態の連続的变化や、複数の行跡の交錯状態といった非常に重要なことがわからない。

全体スケッチをとる時間を、節約するための最も簡便な方法は、ビニールハウスなどに使う透明のビニールシートを地層面全体にかぶせ、ビニールシートの表面に、マジックペンなどで実物大の詳しいスケッチを、直接描いてしまうことである。その際、シートをフィールドノートがわりにして必要なことはすべて書き込むと便利である。データは、研究室で、パンタグラフや縮小機能付き複写機などで縮小して使うとよい。

この方法は、フランスの G.Gand 氏による方法であるが、何よりも正確で時間を取らず、整理は能率的である。しかもデータが実物大なので、足跡の計測基準を後で変えることもできる。

(iv) 支持基体: 足跡の調査をしていると、足跡にばかり目がいって、支持基体の記録をおろそかにしがちである。しかし足跡動物の生態や当時の古環境復元のために、堆積物の粒度と質、付近の地層の厚さや堆積構造、ともに産出する化石などをよく見る必要がある。さらに前述したように、地層面の様ざまな構造、およびそれらと足跡の関係を特にこまかく観察することによって、足跡化石の成因に関する多くのことから推定できる。

なお、足跡か、それとも、けずりこみ等のほかの要因でできた穴かまぎらわしい場合、その穴の直下の地層の断面を観察することが行なわれる。ラミナが穴によっておさえつけられたような変形を受けていれば、足跡である可能性が高い。反対に穴によってラミナがけずりとられている場合は足跡ではない。

(3) 生物学的研究には保存の良い足跡だけを使う。

これは誤認を防ぐために重要なことである。モロッコの例をあげてみよう。

図4, Trackway A はモロッコ国アトラス山脈の中部ジュラ系, Trackway B は同じく下部ジュラ系の足跡化石のスケッチである。いずれも保存が良くない。

Trackway A は、4番目の足跡でわかるように三本指の二足歩行の恐竜 (恐らく獣脚類) の足跡である。一方、Trackway B は13番目あたりの足跡で明らかになるように、四足歩行の竜脚類と考えられ、さらにこの行跡を追って行くと後足によって半ば破壊された前足の足印も見られるようになる。この Trackway B の、1, 2, 3番目あたりの足跡は、非常に保存が悪

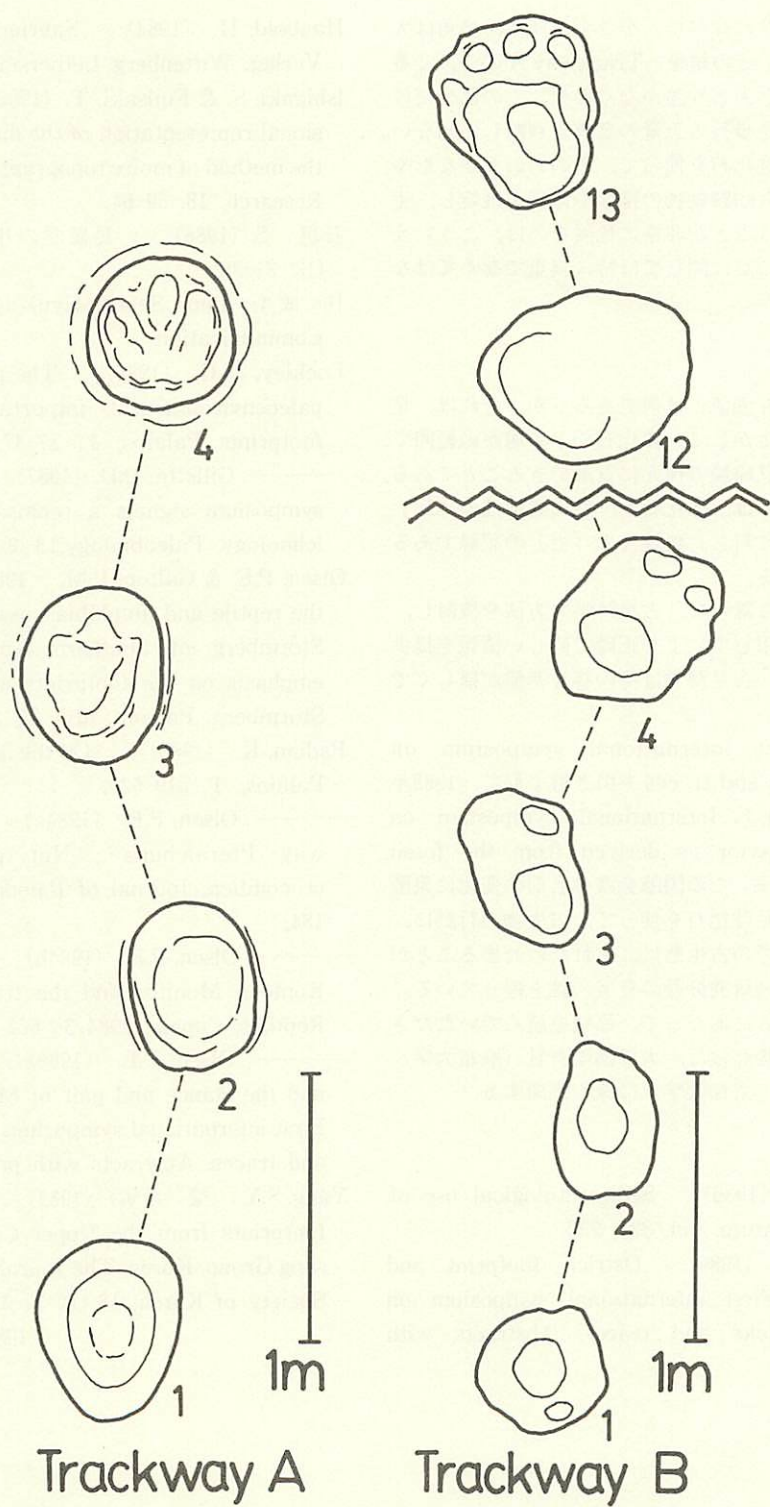


図4 保存状態の悪い足跡化石

Trackway A…Theropod (モロッコ, 中部ジュラ系)

Trackway B…Sauropod (モロッコ, 下部ジュラ系)

Trackway Bは, no. 4 と no.12の間で, 5 m 省略。

く、13番目あたりに比べて、小さく、浅く、歩角は大きくなっている。その結果、Trackway Aの1, 2番目あたりの足跡とあまり差がなくなり、この部分だけ見た場合は、二足歩行の恐竜の足跡と判断しかねない。

保存の悪い足跡化石を使って、そのおおまかな形や大きさ、歩角から印跡動物の種類や体長を推定し、生物学的研究に使うことが非常に危険なのは、こういう理由による。この点に関しては特に慎重でなくてはならない。

4. 結論

古足跡学の存在価値とは何であろうか。それは、足跡化石の特性を生かして、体化石の手の届かぬ範囲で、古生物やその生息環境の復元に貢献できることである。そしてその特性とは、体化石が一般に異地性の「死」の記録であるのに対し、現地性の「生」の記録であるということである。

この点を念頭に置いて、古足跡学の方法を検討し、新しい技術を応用して、より正確で詳しい情報を提供していかないと、古足跡学はその存在基盤が揺らぐであろう。

1986年のFirst international symposium on dinosaur tracks and tracesを引き継ぐ形で、1988年に、モンタナ州で、International symposium on vertebrate behavior as derived from the fossil recordが開かれる。この国際会議の名前の変化に象徴されるように、足跡化石を使って、古生物の行動に、さらに広い意味での古生態に、どれだけせまることができるかが、この研究分野の発展の鍵を握っている。

本稿を作成するにあたって、原稿を読んでいただき有益な御意見を賜った、大森昌衛会員（麻布大学）と久家直之会員（京都大学）に深く感謝する。

文 献

Benton, M.J. (1986) Sedimentological use of dinosaurs. *Nature*, vol. 321, 732.
Farlow, J.O. (1986) Ostrich footprint and trackways. First international symposium on dinosaur tracks and traces, Abstracts with program, 14.

Haubold, H. (1984) *Saurierfahrten*. A.Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, DDR, 1-231.
Ishigaki, S. & Fujisaki, T. (1985) Three dimensional representation of the dinosaur footprint by the method of moire topography. *Journal of Fossil Research*, 18, 59-64.
石垣 忍 (1988) 足跡学の用語. *生物科学*, 40 (1), 31-38.
林 成圭 (Lim Seung-Kyu) (1987) Personal Communication.
Lockley, M.G. (1986) The paleobiological and paleoenvironmental importance of dinosaur footprints. *Palaaios*, 1, 37-47.
———, Gillette, D.D. (1987) Dinosaur tracks symposium signals a renaissance in vertebrate ichnology. *Paleobiology*, 13 (2), 246-252.
Olsen, P.E. & Galton, P.M. (1984) A review of the reptile and amphibian assemblages from the Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. *Paleont. afr.*, 25, 87-110.
Padian, K. (1986) On the Track of Dinosaurs. *Palaaios*, 1, 519-520.
———, Olsen, P.E. (1984a) The fossil trackway Pterosauria; Not pterosaurian, but crocodylian. *Journal of Paleontology*, 58(1), 178-184.
———, Olsen, P.E. (1984b) Footprints of the Komodo Monitor and the trackways of Fossil Reptiles. *Copeia*, 1984, 3, 662-671.
———, Olsen, P.E. (1986) Ratite footprints and the stance and gait of Mesozoic theropods. First international symposium on dinosaur tracks and traces, Abstracts with program, 22.
Yang, S.Y. (梁 承榮) (1982) On the Dinosaur's footprints from the Upper Cretaceous Gyeongsang Group, Korea. *The Journal of the Geological Society of Korea*, 18 (1), 37-46.
(1987年12月20日受理)