

巨大恐竜・竜脚類の古生態を類推する

平山 廉*

Paleobiology of Sauropod dinosaurs

HIRAYAMA, Ren*

要旨

竜脚類（爬虫綱竜盤目）の古生態について、首の姿勢や動き、歩行跡から類推される重心といった観点から考察を試みた。竜脚類の頸椎は、椎体関節面や関節突起の形状から、その可動範囲が非常に限定され、首を真っ直ぐ前方に突き出した状態が基本姿勢であったと考えられる。頭骨の吻部は、下を向くような角度の構造になっていた。他方、竜脚類が残した歩行跡は、彼らの重心が三疊紀の二足歩行の祖先形と同様に腰の位置にあったことを明示している。頸椎や胸椎の内部は空洞化が顕著であり、著しく軽量化していたことが判明している。このような独自の構造を発達させることにより、長大な首を持つにも関わらず、重心を腰に残すという旧来の体制を維持することが可能になったのであろう。

キーワード：竜脚類，恐竜，古生態，機能形態学，歩行跡

Abstract

Paleobiology of sauropod dinosaurs (Class Reptilia: Order Saurischia) is considered based on their cervical postures and the center of gravity speculated from footprints. Sauropods seem have highly limited neck movement and a nearly horizontal neck posture in neutral position as shown by narrow articular surfaces of the centrum and neural arch. Sauropods had a head-down feeding angle in general. Footprints of sauropods clearly suggest its center of gravity was located at the pelvic area as well as ancestral bipedal forms of the Triassic. Cervical and thoracic vertebrae are extremely pneumatic and lightly built, whereas sacral and caudal ones are heavily formed. This unique structure seems make possible that sauropods kept its primary body plan, regardless of its elongate neck.

Keywords: Sauropoda, dinosaurs, paleobiology, functional morphology, footprints

1. はじめに

竜脚類は、竜盤目竜脚形態亜目の下目に相当する一群であるが、恐竜のなかでもとりわけ巨大化したグループであり、史上最大の陸生動物として名高い (Wilson, 2005)。その大きさに加えて、アンバランスに見えるほど長い首と尾をもつ特異な体型もあり、竜脚類の古生態は19世紀の発見当初から議論の的と

なってきた (図1)。当初は巨体を支える負担を軽減するための水陸両生のような生態が考えられていたが、四肢骨の構造や、歩行跡の解析が進むにつれて、現生長鼻類のように陸上を歩行する動物であることが判明してきた (Coombs, 1975; Alexander, 1989)。Bakker (1971) は、竜脚類の長い首は、現生のキリンのように針葉樹などの高木の葉を食べるための適応

2008年8月2日受理

* 〒169-0051 東京都新宿区西早稲田1-7-14 早稲田大学国際教養学部

School of International Liberal Studies, Waseda University

Nishiwaseda 1-7-14, Shinjuku-ku, Tokyo 169-0051, Japan

E-mail: renhirayama@waseda.jp

形態であり、首を高く持ち上げるだけでなく、後肢と尾による三点で支えることで10メートル以上の高さで口を持っていくことが可能だったと主張した。これに対し、Martin (1987) や Stevens and Parrish (1999) は、竜脚類の頸椎の可動性がかなり限定されたものであり、キリンのように高く持ち上げることは不可能であったことを示唆した。竜脚類については、現在も活発な研究が続けられており、最近の成果は Curry Rogers and Wilson (2005) や Tidwell and Carpenter (2005) によって編集されている。本論では、筆者が最も関心のある竜脚類の首の機能と重心に焦点を絞って、彼らの古生態について可能な限り合理的な推論を試みることにする。

2. 竜脚類の頸椎の形態と機能

竜脚類の頸椎は、最も数の少ない *Camarasaurus* や *Dicraeosaurus* で12個、最も数の多い *Euhelopus* でも17個にすぎず、その長さからすると意外に少ない個数に留まっている (Wilson and Sereno, 1998)。首を構成する頸椎骨の形態を詳しく調べると、竜脚類とキリンとは大きく異なっており、首を高く持ち上げるように出来ていないことが分かってきた。首の動きを決

定する関節突起や椎体関節面に見られる可動範囲が小さく、特に上に向かっては全体としてしなるような動きしか出来ないことが判明したのである (図2: Stevens and Parrish, 1999; 2005a; 2005b)。竜脚類の首は、むしろ下への方向の可動性が大きかったが、その基本姿勢は前方にほぼ真っ直ぐに突き出すものだったと考えられる (図1)。頸椎の椎体関節面は、高さが幅よりやや大きい。また前後の関節突起の関節面はほぼ水平方向に発達しており、幅は長さよりも小さい。このような形状は、竜脚類の首の動きが、カメ類の中でも首を左右水平方向に動かす曲頸類に類似している。他方、首を上下方向に大きく屈曲させる潜頸類のカメ類やキリンに見られる、椎体関節面の幅が高さより大きく、関節突起の伸びる角度が前後で大きく異なるといった特徴は見られないのである。

竜脚類の腰より前方の椎骨では、至るところに凹みが発達し、またラミナ (薄層) と呼ばれる部分が折り重なって表面が形成されているが、その内部も大きく空洞化していることは19世紀より知られていた。21世紀になって竜脚類の椎骨をCTスキャンで調査するようになり、その内部が想像以上に空洞化していることが判明してきた (Wedel, 2003)。首から背中にかけて椎



図1. ジュラ紀後期の中国産の竜脚類 *Mamenchisaurus* の復元骨格と生態図。小田隆による。資料は Young and Zhao (1972) に基づく。

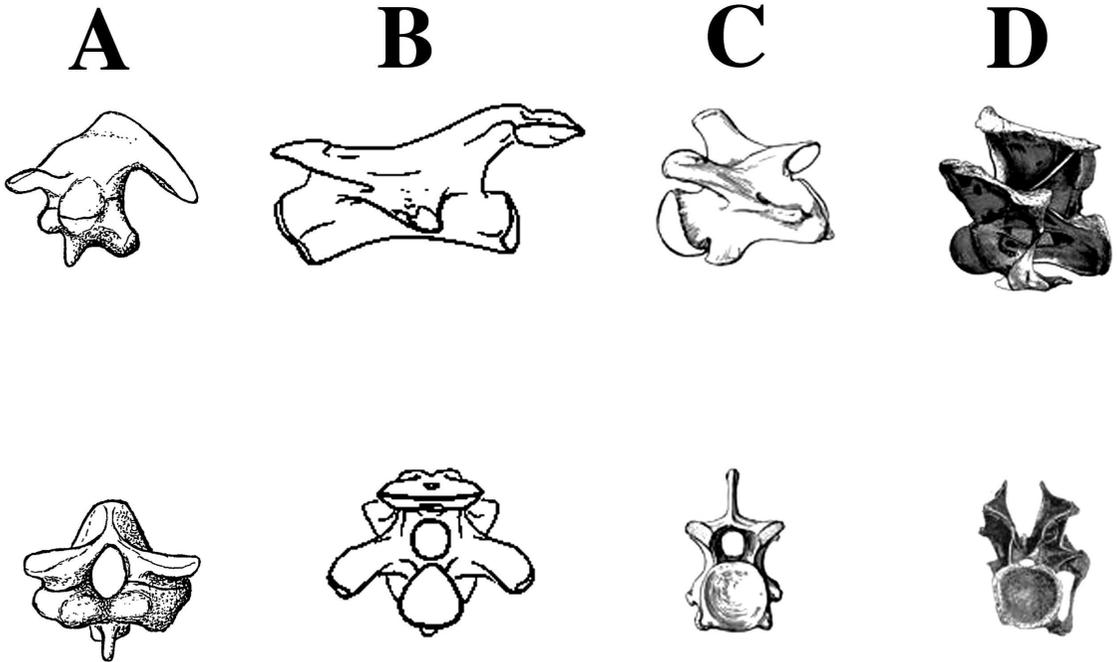


図2. カメ類, キリン (*Giraffa camelopardalis*), および竜脚類 (*Diplodocus*) の最後の頸椎の比較. 縮尺不同. A: *Mongolemys* (白亜紀のモンゴル産潜頸類), B: *Araripemys* (白亜紀のブラジル産曲頸類), C: キリン, D: *Diplodocus*. Aは平山原図, BからDはそれぞれ Meylan (1996), Lankester (1910), および Hatcher (1901) による.

骨や肋骨内部の空洞化した部分に生前は空気が詰まっていたと仮定すれば、見た目の大きさの割に骨自体は非常に軽かったことが予想される (Wedel, 2005). 一般に、首の長い大型の竜脚類ほど空洞化の度合いは大きかったようで、白亜紀前期の *Sauroposeidon* では、長さ1メートルに達する大きな頸椎が、場所によっては厚さ1ミリほどの薄い骨壁で形成されていた (Wedel, 2005). Wedel (2005) は、竜脚類の椎骨によって構成された容積と空洞部分の割合を計算しているが、平均して60%以上が空洞部分であり、中でも *Sauroposeidon* では頸椎全体の体積の90%近くが空洞部分であったと計算されている。竜脚類以外では、獣脚類の恐竜や鳥類と同様の空洞化構造が椎骨に発達することが知られているが、それでも空洞部分の割合は50%程度にすぎない。

鳥類や獣脚類では、骨格内部の空洞部分は、呼吸に伴う気囊システムの発達と密接な関連があるが、竜脚類でも同様の構造が発達していたかどうかは不明である (O'Connor, 2006). しかし骨格内部に大量の気体が蓄えられていたのであれば、それは呼吸器系と何らかのつながりを持つ仕組みになっていたことは容易に予想される。竜脚類では、後述するように長大な首をふくめた身体前半部の重量を軽減すること自体に、

これほど大きな空洞が骨格内部に発達したことの主要な機能があったように見受けられる。竜脚類の祖先形である原竜脚類 (下目) は側系統群とみなれているが、骨格内部の空洞構造は知られていない。したがって、もし竜脚類に気囊システムの発達があったとしても、それは獣脚類や鳥の系統は独立に獲得された形質ということになる (Wedel, 2007).

3. 竜脚類の歩行跡と重心

竜脚類の巨大な歩行跡は、世界各地で保存良好なのが知られている (Thulborn, 1990; Lockley and Hunt, 1995). その形態を仔細に観察してみると、彼らの体に秘められた特異な仕組みが浮かび上がってくる。筆者は、1999年3月、当時アメリカ・テキサス州のサザンメソジスト大学に留学されていた小林快次氏 (現・北海道大学) の案内で、同州の恐竜国立公園内にある竜脚類の歩行跡を観察する機会があった。白亜紀前期の Pulxy River 累層の石灰岩層に残された見事な標本であり、爪のあとまで鮮明に観察することができた (図3)。後肢は、4本の爪を具え、前後長85cmに達し、最も深くなった踵の内側部で30cmほどであった。前肢は、竜脚類に特有の馬蹄形をしており、爪の痕跡はまったく見られない。前後長は30cm



右前肢

右後肢



図3. 米国テキサス州恐竜溪谷国立公園 Pulkxy River 累層（白亜紀前期）産の竜脚類の右側足印と後肢の骨格模型。いずれも平山による撮影。



右前肢

30 cm

右後肢



10 cm



アジアゾウ

竜脚類

図4. 米国テキサス州恐竜溪谷国立公園 Pulkxy River 累層（白亜紀前期）産の竜脚類と現生アフリカゾウ (*Loxodonta africana*) の右側足印の比較。アフリカゾウの足印は亀井（1991）より改変。

ほどと後肢の半分にも満たず、最も深い場所でも10 cmほどにすぎない。竜脚類の前肢の第1指には大きな爪が発達することが骨格から知られているが、足印にまったくその痕跡がないことは意外であった。

このように竜脚類の前肢と後肢では、形態がまったく異なるだけでなく、大きさも前肢は後肢の10分の1ほどしかない。地面にめりこんだ足印の深さも、後肢は前肢の3倍に達している。以上の事実、竜脚類の重心が腰の位置にあり、体重の大半(90%前後)が後肢によって支えられていたことを示唆している。竜脚類と長鼻類は、ともに陸生の大型四足動物であるが、後者では重心が肩の付近にある(亀井, 1991)。また足印の形状や、前後肢の相対的な大きさも、長鼻類と竜脚類では著しく異なっている(図4)。

4. 竜脚類の頭骨の首に対する角度

歯の形態や、顎の動かし方など竜脚類の頭骨の機能形態は、熱心に研究されてきた(Sereno and Wilson, 2005)。しかし、大半の恐竜研究者が見落としている特徴として、竜脚類の頭骨の先端が下方を向くように首に連結するのが基本姿勢だったらしいことが挙げられる(平山, 1999)。この一見奇妙に思える特徴は、後頭類と環椎の関節する角度や、脳函を通る長軸や、内耳の構造にはっきり示されている(図5)。つまり、長い首の先に付いた小さな頭部は、常に下を向いた状態にあり、下にある植物の葉をむしり取って食べる状態にセットされていたらしいのである。特にディプロドクス上科など頭骨が前後に細長いタイプでは、頭骨の先端は後頭類の長軸に対してほぼ直角を向いていたと考えられる(Janensch, 1935; 1936)。こうした頭骨の角度は、首が水平方向に保たれていたとことを想定しないと、機能的に矛盾してしまう。頭骨が下を向いていれば、竜脚類に見られる眼窩より高い位置にある外鼻孔の謎も、実は眼より前の位置で鼻が開口していたと考えることで解決できるわけである。

5. 竜脚類の生態

同じ超大型の四足歩行をする陸生動物ではあるものの、竜脚類と哺乳類では重心の位置がまったく異なることが、足印から読みとれる(亀井, 1991)。だが、長い首を前に突き出した姿勢を保った状態で、どのようにして腰の位置に重心を保つことができたのであろうか? 上述したように、竜脚類の頸椎ならびに胴椎では、内部の空洞部分が大きく、著しく軽量であったと推定される。これとは対照的に、彼らの尾椎の内部構造は緻密であり、筋肉と併せると首よりかなり重くなっていた可能性が考えられる。恐竜は、もともと後

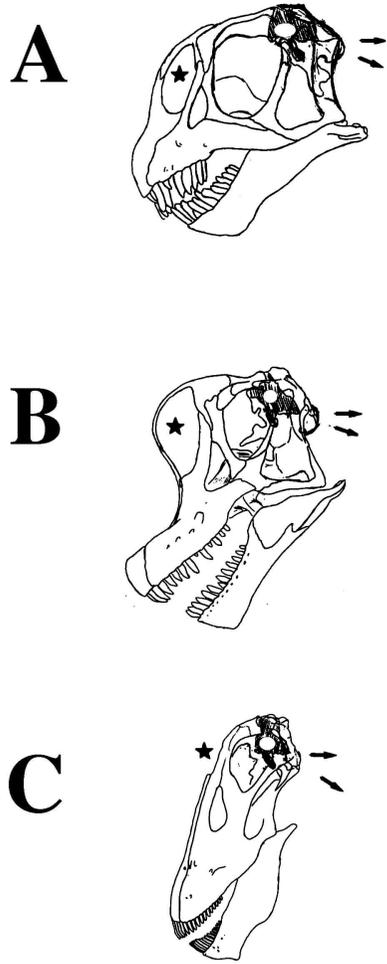


図5. 頸椎が水平に保たれた状態で頭骨を左側面から見た図。縮尺不同。A: *Camarasaurus*, B: *Brachiosaurus*, C: *Dicraeosaurus*. Osborn and Mook (1921), および Janensch (1935; 1936) による。

肢でのみ体重を支える二足歩行の動物である。竜脚類のみならず、すべての恐竜が後肢で体重の大部分を支持する本来のボディ・プランを維持していたことは、足印化石からよく理解できるし、もちろん系統進化学的には納得できる現象である(平山, 1999)。この体制を保持したまま首を長く伸ばそうとすれば、首の骨の中を空洞化しながら大きくするという選択肢しかなかったのかも知れない。

首が水平に保たれた場合、吻部が下を向く角度であったことは、竜脚類の長大な首が、針葉樹などの高木の葉を食べるための適応ではなかったことを示唆している。それでは、竜脚類の首はなぜ長くなったのだろうか? これについては、巨体を動かさずに首と口だ

け動かすことで広範囲の植物を食べることが出来たというエネルギー節約説が最も合理的な解釈であるように考えられる(山崎, 1995)。いずれにせよ、竜脚類の首については、その動きや強度、軟体部などを総合的に復元、検証する段階に来ているように思われる(Schwarz, *et al.*, 2007)。竜脚類では、卵や孵化直前の胚の化石も知られるようになったが、骨格内部の空洞化の発達など個体発生様式の詳細に関しては、今後の大きな課題である(Chiappe *et al.*, 1998)。

このように竜脚類の生態復元は、彼らに特有の骨格、基本姿勢や重心を十分に理解したうえでないと類推することさえ困難であるように見受けられる。したがって、彼らを安易に現在のゾウやキリンと比較することはとてもできない。しかしながら、竜脚類は、非常にユニークな動物であると同時に、最も長期にわたって繁栄を続けた恐竜でもあったことを忘れてはならない(平山, 1999)。「群言、象をなでる」という故事があるが、これまでの研究は、まさに各研究者が手探りで竜脚類に触っている感があった。本小論が、新しいアプローチのきっかけとなれば望外の喜びである。

6. まとめ

- 1) 竜脚類の頸椎に見られる椎体関節面や関節突起の形状から、彼らの首の可動範囲が非常に限定されており、真っ直ぐ前方に突き出した状態が基本姿勢であったと類推される。
- 2) 竜脚類が残した歩行跡は、その長大な首にもかかわらず、彼らの重心が腰の位置にあったことを明示している。
- 3) 竜脚類の頸椎や胴椎の内部は空洞化の発達が顕著であり、平均して半分以上の容積が空洞になっていた。肋骨内部が空洞化していた種類も見られる。この空洞部に気体が蓄えられていたとするなら、彼らの首や胴体前半部は、著しく軽量化していた可能性が考えられる。これとは対照的に、腰椎や尾椎は内部まで緻密な骨質であった。
- 4) 竜脚類は、腰より前方が相対的に軽く、後方が重いという独自の構造を発達させることにより、長大な首を持つにも関わらず、重心を腰に残すという旧来の体制を保持することが可能になったものと推定される。
- 5) 頭骨の吻部は、首が水平に保たれた場合は下を向く構造になっていた。これは、竜脚類の長い首が高木の葉を食べるための適応ではなかったことを示唆している。

謝辞

竜脚類の生態に関する議論に関しては、多くの方々にお世話になった。特に、小田隆(成安造形大学)、犬塚則久(東京大学)、三枝春生(兵庫県立人と自然の博物館)、J.A.Wilson(University of Michigan)、ならびに石垣忍(林原自然科学博物館)の諸氏から有意義なコメントをいただいた。また国内における竜脚類の標本の閲覧に関しては、三枝春生と小林次次(北海道大学)の諸氏に特にお世話になった。以上の方々に、この場を借りて厚く御礼申し上げる次第である。

引用文献

- Alexander, R.M. (1989) *Dynamics of Dinosaurs & Other Extinct Giants*. Columbia University Press, New York. 167pp. [訳書: 坂本憲一訳「恐竜の力学」地人書館]
- Bakker, R.T. (1971) The ecology of *Brontosaurus*. *Nature* **229**, 172-174.
- Chiappe, L.M., Coria, R.A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. and Fox, M. (1998) Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* **396**, 258-261.
- Coombs, W.P., Jr. (1975) Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology* **17**, 1-33.
- Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) (2005) *The Sauropods, evolution and paleobiology*. California University Press, 349 pp.
- Hatcher, J.B. (1901) *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of Carnegie Museum* **1**, 1-64.
- 平山 廉(1999) 最新恐竜学. 平凡社新書, 東京, 275頁.
- Janensch, Werner (1935) Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrika. *Palaeontogr. Suppl.* 7 Reihe 1, Teil 2 147-248, 115 figs., 4 pls.
- Janensch, Werner (1936) Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. (Schluss.) *Palaeontogr. Suppl.* 7 Reihe 1, Teil 2 249-298, 23 figs., 1 pl.
- Janensch, W. (1950) Die Skelettrekonstruktion von *Brachiosaurus brancai*. *Palaeontographica* (Supplement 7) **3**, 97-103.
- 亀井節夫(編著) (1991) 日本の長鼻類化石. 築地書

- 館, 東京, 273頁.
- Lankester, E. R. (1910) *Monograph of the okapi : atlas*. London : Trustees of the British Museum (Natural History). i-viii, 48 plates.
- Lockley, M.G. and Hunt, A.P. (1995) *Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of the Western United States*. Columbia University Press, New York, 338 pp.
- Martin, J. (1987) Mobility and feeding of Cetiosaurus (Saurischia, Sauropoda)- why the long neck? In : Currie, P.J. and Koster, E.H. (eds) *Fourth Symposium on Mesozoic Ecosystems*, pp.154-158. Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller.
- Meylan, P. A. (1996) Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines : Pelomedusoides : Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**(1), 20-33.
- O' Connor, P. M. (2006) Postcranial pneumaticity : an evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology* **267**, 1199-1226.
- Osborn, H.F. and Mook, C.C. (1921) *Camarasaurus, Amphicoelias, and other sauropods of Cope. Memoirs of the American Museum of Natural History, new series* **3**, 247-287.
- Schwarz, D., Frey, E. and Meyer, C. A. (2007) Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica* **52**(1), 167-188.
- Sereno, P. C. and Wilson, J. A. (2005) Structure and evolution of a sauropod tooth battery. In : Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) *The Sauropods, evolution and paleobiology*, pp. 157-177, California Univeristy Press.
- Stevens, K.A. and Parrish, J.M. (1999) Neck posture and feeding habits of two Jurassic sauropod dinosaurs. *Science* **284**, 798-800.
- Stevens, K. A. and Parrish, J. M. (2005a) Neck posture, dentition, and feeding strategies in Jurassic sauropod dinosaurs. In : Tidwell, V. and Carpenter, K. (eds) *Thunder – Lizards, the Sauropodomorph Dinosaurs*, Part Three, Body parts : Morphology and Biomechanics, pp. 212-232, Indiana Press.
- Stevens, K. A. and Parrish, J. M. (2005b) Digital reconstructions of sauropod dinosaurs and implications for feeding. In : Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) *The Sauropods, evolution and paleobiology*, pp. 178-200, California Univeristy Press.
- Thulborn, R.A. (1990) *Dinosaur Tracks*. Chapman and Hall, London. 410 pp.
- Tidwell, V. and Carpenter, K. (eds) (2005) *Thunder – Lizards, the Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana Press, 495 pp.
- Wedel, M.J. (2003) The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**(2), 344-357.
- Wedel, M. J. (2005) Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. In : Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) *The Sauropods, evolution and paleobiology*, pp. 201-228, California Univeristy Press.
- Wedel, M. (2007) What pneumaticity tells us about 'prosauropods', and vice versa. *Special Papers in Paleontology* **77**, 207-222.
- Wilson, J. A. (2005) Overview of sauropod phylogeny and evolution : In : Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) *The Sauropods, evolution and paleobiology*, pp. 15-49, California Univeristy Press.
- Wilson, J.A. and Sereno, P.C. (1998) Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**, Supplement to Number 2, 1-68.
- 山崎信寿 (1995) 生体力学からのアプローチ. NHK スペシャル取材班 (編), 「これが恐竜だ」, 98-125頁, 新潮社, 東京.
- Young, C. and Zhao, X. (1972) [*Mamenchisaurus hochuanensis* sp. nov.] *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Monographs, A*, **8**, 1-30.